Postverlagsort Würzburg 2

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

BEGRÜNDET VON A. BERLINER UND C. THESING

UNTER BESONDERER MITWIRKUNG VON
ERICH v. HOLST

HERAUSGEGEBEN VON
ERNST LAMLA

BEIRAT:
J. BARTELS · E. BEDERKE · H. BROCKMANN · P. TEN BRUGGENCATE · C. W. CORRENS · H. v. FICKER
R. GRAMMEL · O. HAHN · R. HARDER · M. HARTMANN · W. HEISENBERG · K. HENKE · A. KUHN
M. v. LAUE · H. MARTIUS · R. W. POHL · H. REIN

ORGAN DER MAX-PLANCK-GESELLSCHAFT ZUR FÖRDERUNG DER WISSENSCHAFTEN
ORGAN DER GESELLSCHAFT DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

40. JAHRGANG **HEFT 9** (ERSTES MAIHEFT) **1953**

INHALT:

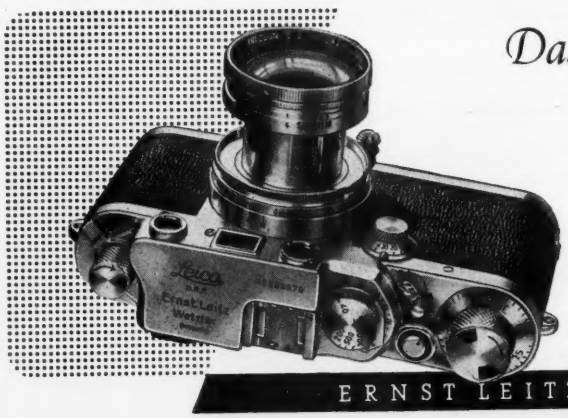
Seite

AUFSÄTZE.

Über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei Melandrium album. Von M. WESTERGAARD 253
Zur Energetik der stationären chemischen Zustände in der Zelle. Von H. NETTER 260

KURZE ORIGINALMITTEILUNGEN.

Energieverteilung von Glühelektronen aus Elektronenstrahlerzeugern. Von H. BOERSCH 267
Zur Isotopieverschiebung in den Resonanzlinien des Ytterbiums. Von K. KREBS und H. NELKOWSKI 268
Das Bandenspektrum des Calciumoxyds in dem violetten und ultravioletten Gebiet. Von A. LAGERQVIST 268
Strukturuntersuchung der Legierungsphasen Cu_2Te, CuTe, Cu_3Sb, InTe, Bi_2Se_3, Pd_5Sb_3 und Pd_5Bi_3. Von K. SCHUBERT, K. ANDERKO, M. KLUGE, H. BEESKOW, M. ILSCHNER, E. DÖRRE und P. ESSLINGER 269
Zur Ortskorrelation der Außenelektronen in der Kristallchemie. Von K. SCHUBERT 269
Einige Beobachtungen an Cadmiumsulfid-Kristallen. Von L. HERFORTH und J. KRUMBIEGEL 270
Zur chromatographischen anorganischen Analyse auf reinstem Aluminiumoxyd. Von H. SPECKER und H. HARTKAMP . . 271
Über Spaltungsreaktionen von Glutaminsäure und Ornithin unter den Bedingungen der sauren Peptidhydrolyse. Von TH. BREYHAN 271
Spiralenwachstum organischer Verbindungen aus der Dampfphase. Von M. BRANDSTÄTTER 272
Ein einfaches elektrophoretisches Verfahren zum Nachweis lockerer Additionsverbindungen. Von W. GRASSMANN und L. HÜBNER 272
Über einen Umkehreffekt bei der Papierelektrophorese von Blutseren. Von E. GRAF und P. H. LIST 273
Peptide im menschlichen Urin. Von F. BODE, G. BECKER und E. BÖHLE 274
Vergleichende Untersuchung der Hitzedenaturierung von fetalem und Erwachsenen-Hämoglobin. Von K. BETKE . 274
Acetophenone biosynthesis from phenylhydrazine during the acetate respiration by living cells of E. coli. Von V. BOLCATO and M. E. SCEVOLA 275
Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu. Von W. BUBLITZ 275
Über die Bestimmung des Azulens im ätherischen Öl der Kamille. Von G. SCHENCK und K. H. FRÖMMING 276
Mißbildungen am Hühnchenkeim nach kurzfristigem Sauerstoffmangel in der Frühentwicklung. Von F. BÜCHNER, H. RÜBSAAMEN und H. NAUJOKS 276



Das Leica-System

wurde zum Weltbegriff für photographische Vielseitigkeit und technische Präzision. Zahlreiche Kombinationen der LEICA mit ihren Zusatzgeräten ermöglichen dem Wissenschaftler, dem Techniker und vielen beruflich Arbeitenden die systematische Anwendung der LEICA-Photographie auf ihrem Spezialgebiet.

Aber auch der anspruchsvolle Amateur findet im vielseitig anwendbaren LEICA-System eine Fülle von Möglichkeiten und alle Voraussetzungen zu höchsten Leistungen, weil er sich seine Ausrüstung nach und nach aufbauen kann.

Über das LEICA-System unterrichten die LEITZ-Druckschriften. Jedes gute Photogeschäft wird Sie gern beraten und Ihnen die besonderen Vorzüge des LEICA-Systems praktisch erläutern.

ERNST LEITZ · GMBH · WETZLAR

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Begründet 1913 von *A. Berliner* und *C. Thesing*. 1934/35 herausgegeben von *H. Matthée*, 1936—1944 herausgegeben von *F. Süffert*, 1945—1949 herausgegeben von *A. Eucken*.

Beilage: „Mitteilungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte".

Bildet die Fortsetzung der „Naturwissenschaftlichen Rundschau". Begründet 1886 und bis 1912 (Jahrgang 27) herausgegeben von *J. Bernstein, V. Meyer, B. Schwalbe, W. Sklarek* u. a. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn.

Organ der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte und Organ der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, (seit 1948) Organ der Max-Planck-Gesellschaft.

Die **„Naturwissenschaften"** erscheinen zweimal monatlich. Bestellungen nimmt jede Buchhandlung, in den Westzonen auch jedes Postamt entgegen. Preis vierteljährlich 15.— DM, für das einzelne Heft 3.— DM, zuzüglich Postgebühren. Die Mitglieder der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte erhalten die Zeitschrift im Abonnement mit einem Nachlaß von 20 %. Für Studierende der Naturwissenschaften ermäßigt sich der Bezugspreis auf vierteljährlich 11,25 DM zuzüglich Zustellgebühren. Lieferung läuft weiter, wenn nicht vier Wochen vor Quartalsschluß abbestellt wird. Der Bezugspreis ist im voraus zahlbar.

Nachdruck: Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskripts und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Sonderdrucke: Den Verfassern von Originalbeiträgen und Kurzen Originalmitteilungen stehen 75 Exemplare kostenfrei zur Verfügung.

Anzeigen werden von der Anzeigenabteilung des Verlages (Berlin W 35, Reichpietschufer 20 [Britischer Sektor], Tel. 249251) angenommen. Die Preise wolle man unter Angabe der Größe und des Platzes erfragen.

Vertriebs-Vertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London, N.W. 1

Springer-Verlag
Berlin · Göttingen · Heidelberg

Redaktionelle Hinweise.

I. Allgemeines.

1. Bei der Einsendung von Manuskripten an „Die Naturwissenschaften" bittet die Redaktion die Herren Autoren, stets im Auge zu behalten, daß die Zeitschrift in erster Linie den Wünschen und Interessen des weiten Kreises ihrer Leser zu dienen hat und daß daher ihnen gegenüber Sonderwünsche der Herren Autoren in bezug auf Inhalt, Form und Umfang ihrer Veröffentlichung zurücktreten müssen, falls die Redaktion dies für erforderlich hält.

2. Vor allem bittet die Redaktion, von der Einsendung von Aufsätzen Abstand zu nehmen, die nur für einen eng begrenzten Leserkreis verständlich und von Interesse sind und die daher in einer Fachzeitschrift ihren richtigen Platz haben. Ausnahmen bilden knapp gefaßte Schilderungen der Ergebnisse eben fertiggestellter Arbeiten; für diese ist die Rubrik „KOM" („Kurze Originalmitteilungen") vorgesehen. Wegen Platzmangels sind allerdings auch hier gewisse Einschränkungen nötig. In bezug auf den Inhalt: Angenommen werden können nur wirklich wichtige Arbeiten (z. B. keine bloßen Analogiearbeiten). In bezug auf den Umfang: im Durchschnitt kann für eine einzelne KOM nur der Raum einer Spalte (etwa 1000 Silben) zur Verfügung gestellt werden.

3. Die KOM erscheinen „unter ausschließlicher Verantwortung der Autoren". Eine wissenschaftlich-kritische Stellungnahme der Herausgeber zu ihrem Inhalt erfolgt nicht. Die Redaktion prüft lediglich, ob ein genügendes Allgemein-Interesse vorliegt.

4. „Kurze Originalmitteilungen" aus dem englischen und französischen Sprachgebiet können in der Originalsprache veröffentlicht werden.

II. Spezielle Hinweise.

Alle Sendungen und Zeitschriften sind zu richten an:

Redaktion der Naturwissenschaften,

(20b) Göttingen, Theaterplatz 10, Fernsprecher 3371.

In sämtlichen Fällen erhalten die Autoren eine Bestätigung über das Eintreffen von Manuskripten sowie über deren Annahme oder Ablehnung. In den Aufsätzen sind seltene und nur einem kleinen Leserkreis verständliche Fachausdrücke nach Möglichkeit zu vermeiden oder in einer Fußnote kurz zu erläutern. Literaturzitate sind fortlaufend zu numerieren; die angeführten Arbeiten werden dann in einem Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit zusammengestellt. Bei Erläuterung des Textes durch Figuren ist überflüssiger Aufwand zu vermeiden. Figurenvorlagen für Strichätzungen sind so sorgfältig herzustellen, daß nach ihnen ohne weitere Rückfragen Reinzeichnungen angefertigt werden können. Diese werden zur Zeitersparnis den Autoren im allgemeinen nicht vorgelegt, sondern seitens der Redaktion kontrolliert.

Photographische Abbildungen (Autotypien) können gebracht werden, soweit sachlich erforderlich. In vielen Fällen läßt sich jedoch das Wesentliche durch eine (leichter reproduzierbare) Zeichnung ebensogut zeigen.

Korrekturen.

Die Autoren der Aufsätze, Berichte und Buchbesprechungen erhalten eine Fahnenkorrektur, deren umgehende Erledigung und Rücksendung erbeten wird.

Bei den KOM wird zur Beschleunigung des Erscheinens die Korrektur von Text und Abbildungen von der Redaktion besorgt, soweit nicht der Autor bei Einsendung des Manuskriptes ausdrücklich den Wunsch äußert, diese Arbeit selbst vorzunehmen. Bei KOM ohne Figuren soll hierdurch das Erscheinen innerhalb 4 Wochen nach Eingang bei der Redaktion ermöglicht werden.

Besprechungsexemplare.

Es wird gebeten, von der unverlangten Zusendung von Büchern, besonders kleineren Broschüren und Zeitschriften-Heften, abzusehen und zunächst eine Anfrage an die Redaktion zu richten, die dann von sich aus Exemplare anfordern wird. — Für die Rückgabe unverlangter Sendungen kann keine Gewähr übernommen werden.

Gute Kurerfolge durch die Heilkräfte der Nordsee

Auskunft: Reisebüros und Kurverwaltungen

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

40. Jahrgang Heft 9 (Erstes Maiheft) 1953

Über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei Melandrium album*).

Von M. WESTERGAARD, Kopenhagen.

Melandrium album ist eine der klassischen Versuchspflanzen der botanischen Sexualgenetik. Mit *Melandrium* hat CORRENS seine schönen Zertationsversuche ausgeführt und gezeigt, weshalb in der Natur özisten (einhäusige), einzelne auch Gynodiözisten (d.h. Arten, die sowohl weibliche als auch bisexuelle Individuen haben). Durch die klassischen genetischen Untersuchungen von CORRENS und BAUR wurde mit

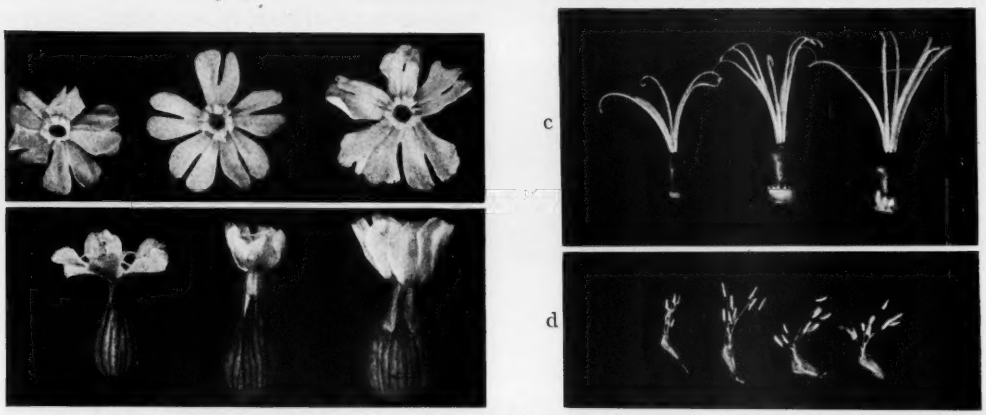


Fig. 1a—d. *Melandrium*-Blüten. a Diploide, triploide und tetraploide Männchen-Blüten, von oben gesehen. b Diploide, triploide und tetraploide Weibchen-Blüten, von der Seite gesehen. c Dieselbe Blüten, Kelch und Krone entfernt. d Diploide, triploide und zwei verschiedene tetraploide Männchen-Blüten, Kelch und Krone entfernt. Natürliche Größe. (Aus WESTERGAARD 1938.)

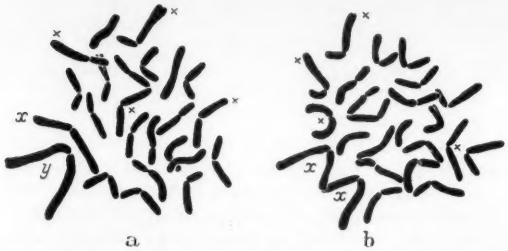


Fig. 2a u. b. Die Chromosomen in Wurzelspitzenmitosen eines diploiden Männchens (a) und Weibchens (b). Die Geschlechtschromosomen X und Y. Die beiden größten Autosomenpaare sind mit × markiert. Vergrößerung 3600mal. (Aus WESTERGAARD 1940.)

Fig. 2c. Meiosis in einem diploiden Männchen, 11 Paare Autosomen und das XY-Geschlechtschromosomenpaar links. Mikrophoto aus einem Orcein-Streichpräparat. Vergrößerung 2400mal (Original).

die Geschlechtsverteilung dieser Art von der zu erwartenden 1:1-Verteilung abweicht. ERWIN BAUR hat den ersten Fall geschlechtsgebundener Vererbung bei Pflanzen an *Melandrium* beschrieben, eine Arbeit, die von SHULL in Amerika und von WINGE in Dänemark weitergeführt wurde. GÜNTHER und PAULA HERTWIG haben, im Anschluß an ähnliche Versuche von CORRENS und von SHULL und WINGE, die Vererbung hermaphroditer *Melandrium*-Typen untersucht, und KARL BELÂR hat die zytologischen Verhältnisse dieser Intersexe studiert.

Das zur Nelkenfamilie gehörende *Melandrium album* (Abend-Lichtröschen) ist, wie auch das mit ihm verwandte *Melandrium rubrum*, die einzige streng diözische (zweihäusige) Art dieser Familie (Fig. 1). Alle anderen Arten und verwandten Gattungen sind Mon-

Sicherheit nachgewiesen, daß das Geschlecht dieser Art nach dem einfachen Schema männlicher Heterogametie erblich bestimmt wird, eine Feststellung, die bald durch die Entdeckung der Geschlechtschromosomen der Pflanze bestätigt werden konnte. Die Geschlechtschromosomen wurden 1923 von WINGE in Dänemark und von CATHLEEN BLACKBURN in England beschrieben, jedoch auf verschiedene Weise erklärt (Fig. 2). Nach WINGEs Auffassung soll nämlich das größte heteromorphe Chromosom beim Männchen X, das kleinste Y sein. BLACKBURN aber war der entgegengesetzten und, wie wir heute wissen, richtigen Meinung. Trotzdem schlossen sich sowohl MEURMAN als BELÂR der WINGEschen Deutung an, und erst in den Jahren 1939/40 gelang es — auf Grund der Arbeiten von WARMKE und BLAKESLEE in Amerika und mit Hilfe meiner eigenen Untersuchungen — nachzuweisen, daß die BLACKBURNsche Auffassung richtig war.

*) Vortrag, gehalten an der Freien Universität Berlin, am 28. Februar 1952.

Abgesehen von solchen geringen Unstimmigkeiten in der Interpretation der Geschlechtschromosomen ist der einfache Mechanismus der Geschlechtsbestimmung heute weitgehend geklärt; er wird schematisch im allgemeinen folgendermaßen dargestellt: ♀XX und ♂XY. Die Vererbung hermaphroditer Formen wurde, wie bereits erwähnt, von CORRENS, WINGE, G. und P. HERTWIG und SHULL studiert. Die von CORRENS beschriebenen bisexuellen Typen kamen nach Bestäubung mit aufbewahrtem Pollen vor. Meiner Meinung nach ist übrigens das Entstehen dieser Typen und die Art und Weise ihrer Vererbung doch noch immer recht rätselhaft. Die von WINGE beschriebenen hermaphroditen Pflanzen haben sich nach Inzucht der Hybriden *Melandrium album* und *rubrum* entwickelt, während SHULLS Pflanzen wohl durch Inzucht der reinen Arten entstanden sind. Beide Forscher sind darin einig, daß alle bisexuellen Pflanzen Umwandlungsmännchen sind, was auch durch zytologische Untersuchungen bestätigt werden konnte, da alle intersexuellen Pflanzen dem XY-Typ angehören. Die einzige Ausnahme sehen wir bei ÅKERBERG, der bei *Melandrium rubrum* einen spontanen Hermaphrodit mit XX gefunden hat. Hier handelt es sich aber aller Wahrscheinlichkeit nach um einen Typ mit defektem Y-Chromosom.

Nachdem durch diese ersten Versuche gezeigt worden war, daß das Geschlecht bei *Melandrium* nach dem XX-XY-Schema vererbt wird, mußte man nun einen Schritt weiter gehen und untersuchen, in welcher Weise dieser Mechanismus geschlechtsbestimmend wirkt. Gegen Ende der dreißiger Jahre wurde dieses Problem in verschiedenen Ländern in Angriff genommen, und zwar in Amerika von WARMKE, in Japan von ONO und in Dänemark von dem Verfasser. Die Versuche wurden zwar ungefähr gleichzeitig begonnen, aber ganz unabhängig voneinander ausgeführt. In allen drei Fällen wurde nach der gleichen Methode gearbeitet: Durch induzierte Chromosomenverdoppelung wurden Typen mit verschiedenen Kombinationen von Geschlechtschromosomen und Autosomen[1]) hervorgebracht und dabei die Wechselwirkung zwischen Geschlecht und Chromosomengleichgewicht studiert. Es handelt sich hier also um genau die gleiche Methode, die BRIDGES mit so großem Erfolg zur Erforschung des Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei *Drosophila* angewandt hat, und mit der YAMAMOTO und seine Mitarbeiter *Rumex acetosa* (Sauerampfer) untersucht haben.

Das heute zur Beleuchtung dieser Probleme vorliegende Material kann zweckmäßig in drei Gruppen eingeteilt werden:

1. Geschlechtsbestimmung euploider (diploider, triploider, tetraploider) Typen;

2. Geschlechtsbestimmung von Typen mit defekten, spontan im polyploiden Material entstandenen Y-Chromosomen;

3. Geschlechtsbestimmung aneuploider Pflanzen[2]), die durch Kreuzung zwischen Triploiden entstanden sind.

1. Geschlechtsbestimmung euploider Reihen.

Durch Chromosomenverdoppelung von XX ♀♀ und XY ♂♂ entstehen tetraploide XXXX- und XXYY-Pflanzen. Durch Kreuzung dieser untereinander entsteht ein dritter, tetraploider Typ, XXXY, da die XXYY-Pflanzen infolge von Autosyndese einen großen Überschuß von XY-Gameten hervorbringen. Triploide, die durch Kreuzung zwischen Tetraploiden und Diploiden hervorgebracht wurden, spalten XXX-XXY- und XYY-Typen ab. (Merkwürdigerweise ist jedoch letzterer noch nie gefunden worden.) Aus diesen normalen Typen haben sich im Laufe der Jahre durch Non-disjunktion sekundäre Typen mit abweichenden Geschlechtschromosomenkombinationen entwickelt. Das ganze Material ist in Tabelle 1 zusammengestellt, aus der auch das Geschlecht gleicher Typen von *Drosophila* zu ersehen ist. Es geht

Tabelle 1. *Die Beziehungen zwischen Chromosomenkonstitution und Geschlecht bei Melandrium und Drosophila.*
Melandrium nach WARMKE 1946 und WESTERGAARD 1940. *Drosophila* nach BRIDGES aus HARTMANN 1943. Die mit × bezeichneten *Melandrium*-Typen sind nur in den Kulturen von WARMKE erschienen.

	Chromosomenkonstitution	*Melandrium*	*Drosophila*
1	2A + XX	♀	♀
2	2A + XXX	× ♀	♀
3	3A + X	—	♂
4	3A + XX	♀	♀
5	3A + XXX	♀	♀
6	4A + XX	× ♀	♂
7	4A + XXX	× ♀	♂
8	4A + XXXX	♀	♀
9	4A + XXXXX	× ♀	—
10	2A + XY	♂	♂
11	2A + XYY	× ♂	♂
12	2A + XXY	× ♂	♀
13	2A + XXYY	—	♀
14	3A + XY	× ♂	—
15	3A + XXY	♂	♂
16	3A + XXXY	× ♂	♀
17	4A + XY	× ♂	—
18	4A + XXY	♂	—
19	4A + XXYY	♂	—
20	4A + XXXY	♂	—
21	4A + XXXYY	× ♂	—
22	4A + XXXXY	♂ → ♂	—
23	4A + XXXXYY	× ♂	—

klar aus dieser Tabelle hervor, daß der XY-Mechanismus bei beiden Arten ganz verschieden wirkt. Bei *Melandrium* wird das Geschlecht von dem Vorhandensein oder dem Nichtvorhandensein eines Y-Chromosoms bestimmt. Im ersteren Fall entsteht eine männliche, im letzteren eine weibliche Pflanze, und die Verbindung von X-Chromosomen und Autosomen ist hier ganz ohne Bedeutung (doch mit einem Vorbehalt bezüglich der Bedeutung des X-Chromosoms, auf den später eingegangen wird). Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Drosophila*, wo das Geschlecht vollkommen unabhängig vom Y-Chromosom ist (abgesehen davon, daß männliche Fruchtfliegen ohne Y bekanntermaßen steril sind). BRIDGES hat den Nachweis erbracht, daß das Geschlecht bei *Drosophila* von dem quantitativen Gleichgewicht zwischen der Anzahl von X-Chromosomen (die weiblichbestimmend wirken) und der Anzahl von Autosomengruppen (die männlichbestimmend wirken) entschieden wird. Weicht dieses Gleichgewicht von der natürlichen 2:2-(♀) und 2:1-(♂) Balance ab, so werden die Tiere intersexuell, wie dies beispielsweise bei dem 3:4- oder dem 2:3-Gleichgewicht der Fall ist (die Kombinationen 4-7-15 in dem Schema). Bei *Melandrium* sind die entsprechenden Typen rein männlich, wenn das Y-Chromosom vorhanden ist, und rein weiblich, wenn es fehlt. In

[1]) Unter Autosomen versteht man sämtliche Chromosomen außer dem Geschlechtschromosomenpaar.

[2]) Aneuploide sind Individuen, deren Chromosomenzahl kein gleiches Multiplum der haploiden Grundzahl ist.

den von WARMKE gezüchteten Kulturen entstanden jedoch bisexuelle Pflanzen innerhalb des Typs 22, 4A + XXXXY; die entsprechende Kombination in meinen Kulturen bestand dagegen überwiegend aus reinen ♂♂.

Aus dem vorliegenden Material kann man den Schluß ziehen, daß das Y-Chromosom bei *Melandrium* stark männlichbestimmend ist; d.h. also, daß es hier — im Gegensatz zu *Drosophila* — bei der Geschlechtsbestimmung eine entscheidende Rolle spielt. Tatsächlich ist ja die Rolle des Y-Chromosoms so dominierend, daß man nur mit großer Schwierigkeit Aufschluß über die Bedeutung der übrigen Chromosomen in diesem Material zu finden vermag, wenngleich aus WARMKEs Befunden hervorgeht, daß das X-Chromosom weiblichbestimmend wirken muß.

Dieser ausgeprägte Y-Mechanismus steht in interessanter Verbindung mit einem häufig diskutierten evolutionstheoretischen Problem, nämlich der Ursache einer fehlenden polyploiden Evolution im Tierreich. MULLER hat 1925 die Beziehung zwischen diesem Problem und dem Geschlechtsbestimmungsmechanismus

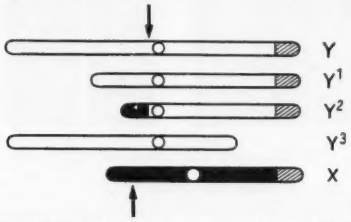


Fig. 3. Schematische Darstellung von normalen und fragmentierten Geschlechtschromosomen. Die schraffierten Segmente stellen die homologen Segmente dar. Das differentielle Segment von X ist schwarz, das von Y ist weiß gezeichnet. Die Zentromeren sind durch Kreise angegeben. Y^1 und Y^3 sind einfache Fragmentations-Chromosomen, Y^2 aber ist wahrscheinlich durch eine reziproke Translokation zwischen X und Y entstanden, die Bruchstellen sind durch Pfeile angedeutet. (Aus WESTERGAARD 1946, geändert.)

aufgezeigt. Auf Grund der Erfahrungen an *Drosophila* hat er darauf hingewiesen, daß eine tetraploide diözische Rasse nicht stabilisiert werden kann, da XXXY-Individuen sterile Intersexe sind. Bei *Melandrium* besteht aber dieser Typ aus normalen ♂♂; er bildet daher kein Hindernis für die Stabilisierung einer konstant tetraploiden diözischen Rasse, sondern ermöglicht ganz im Gegenteil deren Entstehung. XXXY-Pflanzen bilden nämlich XX- und XY-Gameten im Verhältnis 1:1. Bei der Kreuzung zu tetraploiden XXXX-♀♀ (die XX-Gameten bilden) entstehen daher in der nächsten Generation 50% XXXX-♀♀ und 50% XXXY-♂♂, also eine konstant diözische Rasse mit normalem Geschlechtsbestimmungsmechanismus. Solche zweihäusigen, chromosomenverdoppelten *Melandrium*-Rassen sind ohne Schwierigkeit mehrere Generationen hindurch von WARMKE und dem Verfasser gezüchtet worden. WARMKE ist sogar noch einen Schritt weiter gekommen: es ist ihm gelungen, eine tetraploide Rasse hervorzubringen, bei der in beiden Geschlechtern zwei X-Chromosome ausgeschieden sind, so daß hier also die Geschlechtsbestimmung nach dem normalen XX-XY-Mechanismus vor sich geht. Es erscheint daher einigermaßen gewagt, auf Grund des *Drosophila*-Typs, der doch immerhin nur an *Drosophila* und *Rumex* mit Sicherheit nachgewiesen wurde, zu verallgemeinern. Die Ursache der fehlenden polyploiden Evolution im Tierreiche darf nicht ausschließlich mit Hilfe der Theorie der XXXY-Sterilitätsbarriere erklärt werden. In der Diskussion dieses Problems müssen auch noch andere Ursachen berücksichtigt werden.

2. *Geschlechtsbestimmung der Pflanzen mit defektem Y-Chromosom.*

Nachdem in dieser Weise festgestellt worden ist, daß das Y-Chromosom männchenbestimmend wirkt, soll nunmehr untersucht werden, wie dies vor sich geht. Es ist dabei sehr günstig, daß die Natur selbst uns ein Material zur Verfügung gestellt hat, das dieses wichtige

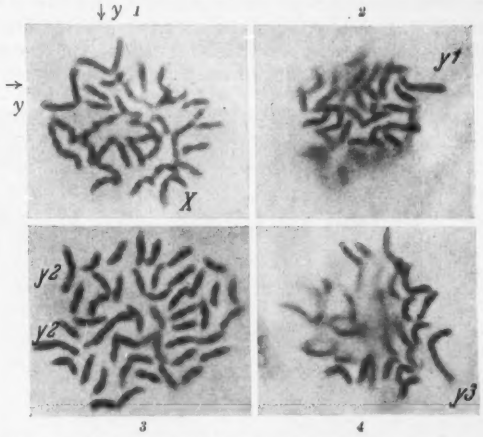


Fig. 3a. Mikrophotographien von Wurzelspitzenmitosen. *1* Ein triploides Männchen mit zwei Y- und einem X-Chromosom; *2* das Y^1-Chromosom; *3* Pflanze mit zwei Y^2-Chromosomen; *4* das Y^3-Chromosom. Vergrößerung 2000mal. (Aus WESTERGAARD 1946.)

Problem beleuchtet; es sind nämlich sowohl in WARMKEs als auch in meinen eigenen Kulturen eine Reihe spontaner Typen mit defektem Y-Chromosom entstanden. Ihr Studium ist von entscheidender Bedeutung für das Verständnis des Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Melandrium* gewesen. Von amerikanischer Seite liegen nur kurze vorläufige Mitteilungen über dieses Material vor, die mit meinen Beobachtungen nicht ganz in Einklang stehen. Der folgenden Darstellung liegt ausschließlich das dänische Material zugrunde.

Es sind im Laufe der Zeit im ganzen drei verschiedene Typen mit defekten Y-Chromosomen entstanden, alle drei in den polyploiden Kulturen. Sie werden als Y^1-, Y^2- und Y^3-Typ bezeichnet. Die beiden ersten Typen sind wiederholt beobachtet worden. Die drei Typen (Fig. 3 und 3a) wurden teils an den somatischen Chromosomen, teils in der Meiose in Verbindung mit normalen X- und Y-Chromosomen (XYY^1-XYY^2-XYY^3) festgestellt.

Zu Fig. 3 ist zu bemerken, daß die Lage der homologen und differentiellen Segmente in den normalen Geschlechtschromosomen sowohl von der Assoziation der Geschlechtschromosomen in diploiden und polyploiden Typen als auch von dem Studium der Typen mit fragmentierten Y-Chromosomen abgeleitet wird. Dabei soll in Erinnerung gebracht werden, daß die strukturelle Differenzierung der Geschlechtschromosomen in homologe und differentielle Segmente auf

der Chiasmatypie-Theorie[1]) für genetische Überkreuzung beruht. Wenn nämlich der Geschlechtsbestimmungsmechanismus normal funktionieren soll, dürfen die geschlechtsentscheidenden Gene innerhalb der Geschlechtschromosomen nicht vom X- zum Y-Chromosom überkreuzen. Dies bedeutet nach der Chiasmatypie-Theorie, daß keine Chiasmata zwischen X und Y gebildet werden dürfen. Andererseits bilden X und Y bei *Melandrium* und vielen anderen diözischen Arten während der Reduktionsteilung ein normales, bivalentes Chromosomenpaar. Die Voraussetzung für normale Bivalente ist aber die Bildung mindestens eines Chiasmas zwischen den beiden Chromosomen. Der Widerspruch wird dadurch gelöst, daß die geschlechtsentscheidenden Gene in differentiellen Segmenten innerhalb der Geschlechtschromosomen liegen, wo keine Chiasmabildung vor sich geht. Diese erfolgt nur in den homologen Segmenten, in denen keine geschlechtsentscheidenden Gene liegen können.

Diese strukturelle Differenzierung bringt bekanntermaßen drei Typen geschlechtsgebundener Vererbung mit sich: 1. X-gebundene Vererbung durch Gene im differentiellen Segment von X; 2. Y-gebundene Vererbung durch Gene im differentiellen Segment von Y; und 3. X-Y-gebundene Vererbung durch Gene, die in den homologen Chromosomen liegen und zwischen X und Y überkreuzen können. Alle drei Typen sind bei *Melandrium* nachgewiesen worden: die „angustifolia"- und „chlorina"-Gene haben rein X-gebundene Vererbung (BAUR, SHULL, WINGE); ein Hemmungsgen für Buntblättrigkeit wird rein Y-gebunden vererbt (WINGE), und das Gen für abnorme Blüten zeigt X-Y-gebundene Erblichkeit (WINGE).

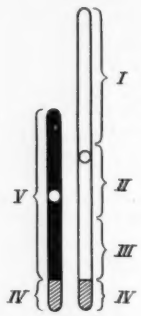


Fig. 5. Der Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Melandrium*. Schema. I-II-III: Das differentielle Segment von Y. IV: Die homologen Segmente. V: Differentielles Segment von X. Segment I enthält die Gene (oder das Gen), die die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane unterdrücken. Die Gene in II kontrollieren die ersten Stadien der Staubfädenentwicklung. Segment III kontrolliert die letzten Stadien der Staubfädenentwicklung. Vgl. den Text. (Aus WESTERGAARD 1948.)

Pflanzen mit einem Y^1- oder Y^2-Chromosom sind immer Hermaphroditen, und zwar des von CORRENS als Euhermaphroditen bezeichneten Typs; d. h., bei allen ihren Blüten sind die Griffel und Staubgefäße normal entwickelt (Fig. 4). Diese Euhermaphroditen sind voll fruchtbar und spalten durch Selbstbestäubung immer Weibchen ohne defektes Y-Chromosom und Euhermaphroditen mit defektem Y-Chromosom ab. Normale ♂-Pflanzen kommen dagegen niemals unter den Nachkommen dieser Typen vor. Aus dem Fehlen des distalen Teils des differentiellen Segmentes bei den Y^1- und Y^2-Hermaphroditen kann geschlossen werden, daß seine normale Funktion die Verhinderung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane sein muß. Da die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane durch den Verlust dieses Segmentes nicht beeinflußt wird, kann es dagegen keine wesentlichen männchenbestimmenden Gene enthalten.

Fig. 4 a—e. a Euhermaphroditische Y^1-Pflanze; b euhermaphroditische Y^2-Pflanze; c vier Blüten derselben euhermaphroditischen Y^2-Pflanze (vgl. Fig. 6b); d die verkümmerten Antheren eines sterilen Männchens mit einem Y^3-Chromosom; e normale Antheren eines Männchens mit intaktem Y-Chromosom. Natürliche Größe. (Aus WESTERGAARD 1946.)

Pflanzen des Y^3-Typs, denen das homologe Segment des Y-Chromosoms und ein Stück des differentiellen Segmentes fehlt, sind immer männlich steril (Fig. 4 d). Die Entwicklung der Staubgefäße setzt normal ein, und die Meiosis geht bis zur Tetradenbildung weiter; unmittelbar danach hört aber die Differenzierung auf, und es findet keine Pollenbildung statt. Die erste Y^3-Pflanze entstand in einer triploiden Kreuzung und war zum Glück schwach hermaphroditisch. Sie konnte folglich mit Pollen von normalen männlichen Pflanzen bestäubt werden — und damit war es möglich, die Vererbung des Y^3-Chromosoms mehrere Generationen hindurch zu verfolgen. Die Abspaltung bestätigt, daß alle Y^3-Pflanzen männlich steril sind, daß das Y^3-Chromosom aber keinen Einfluß auf die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane ausübt. Folglich muß die normale Funktion der in diesem Segment des Y-Chromosoms gelegenen Gene die Kontrolle der letzten Stadien der Pollenbildung sein.

Danach hat das differentielle Segment des Y-Chromosoms drei verschiedene Funktionen im Mechanismus der Geschlechtsbestimmung zu erfüllen, die in drei verschiedenen Segmenten des Chromosoms vor sich gehen (Fig. 5). Segment I hat ausschließlich die Aufgabe, die normale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane zu hemmen; eigentliche männliche Geschlechtsgene enthält es dagegen nicht. Wenn das Segment fehlt, entsteht eine bisexuelle Pflanze. Im

[1]) Segmentaustausch zwischen gepaarten, homologen Chromosomen während der Prophase der Reduktionsteilung führt in dem späteren Prophasenstadium zur Bildung kreuzähnlicher Strukturen, die Chiasmata genannt werden. Diese Chiasmata können während der ersten Prophase der Reduktionsteilung vom Diplotän-Stadium bis zur Metaphase mikroskopisch beobachtet werden. — Die Chiasmatypie-Theorie sagt aus, 1. daß die Bildung von mindestens einem Chiasma zwischen jedem Paar homologer Chromosomen eine notwendige Voraussetzung einer normalen Reduktionsteilung sei, und 2. daß die Bildung der Chiasmata in die genetische Überkreuzung (Faktorenaustausch) resultiere.

Segment III (Fig. 5) befinden sich die für die normale Entwicklung der letzten Stadien der Pollenbildung notwendigen männchenbestimmenden Gene. Wenn es fehlt, entstehen männlich-sterile Pflanzen. Segment II muß schließlich jene Gene beherbergen, die die Bildung von Staubgefäßen in Gang setzen; wenn das ganze Y-Chromosom fehlt, werden nämlich niemals Staubgefäße auf einer *Melandrium*-Pflanze entwickelt. (Die einzige Ausnahme von dieser Regel sind die bereits erwähnten spontanen *Melandrium rubrum* Hermaphroditen, die nach ÅKERLUNDs Beschreibung zwei X-Chromosomen haben sollen. Es hat aber stark den Anschein, daß es sich bei dem einen X-Chromosom eher um ein fragmentiertes Y-Chromosom handelt.)

Hiernach muß die Rolle des Y-Chromosoms als geschlechtsentscheidendes Chromosom folgendermaßen verstanden werden: Ist das Y-Chromosom vorhanden, so entsteht eine männliche Pflanze, da es einerseits die Entwicklung von Fruchtknoten und Griffeln unterdrückt, anderseits aber die zur Bildung von Staubgefäßen notwendigen Gene enthält. Fehlt das Y-Chromosom, so entsteht eine weibliche Pflanze, weil einerseits die Entstehung weiblicher Geschlechtsorgane nicht mehr verhindert wird, anderseits aber unentbehrliche männliche Geschlechtsgene nicht vorhanden sind.

Die Funktion des Y-Chromosoms innerhalb des Geschlechtsbestimmungsmechanismus kann vielleicht am besten erklärt werden, wenn man versucht, sie an Hand eines Bildes zu veranschaulichen: Um eine Maschine zum Stillstand zu bringen, kann man sich zweier verschiedener Verfahren bedienen: man kann entweder die Bremse anziehen oder ein paar wichtige Zahnräder aus dem Getriebe entfernen. Das Y-Chromosom wirkt bei *Melandrium* offensichtlich nach beiden Prinzipien. Sein Vorhandensein bremst die Gen-Maschinerie, die die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane kontrolliert, während gleichzeitig die notwendigen Zahnräder in der männlichen Gen-Maschinerie eingesetzt werden. Eine normale männliche Pflanze ist das Resultat. Wenn kein Y-Chromosom zugegen ist, ist die Bremse aus der weiblichen Maschinerie entfernt, und sie kann normal funktionieren; gleichzeitig aber werden einige notwendige Zahnräder aus der männlichen Gen-Maschinerie herausgenommen. Das Ergebnis ist die Ausbildung einer normalen weiblichen Pflanze. Die Leistungsfähigkeit des Mechanismus beruht auf dem Umstande, daß ein oder mehrere Gene, die die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane unterdrücken, mit mehreren wesentlichen männlichen Genen im differentiellen Segment des Y-Chromosoms gekoppelt sind.

Die euhermaphroditische Natur der Y^1- und Y^2-Pflanzen zeigt noch ein weiteres, wichtiges Phänomen an: die Diözie bei *Melandrium* ist sekundärer Natur und hat sich aus einer ursprünglich bisexuellen Stammform entwickelt. Die Rückentwicklung zu dem ursprünglichen, bisexuellen Zustande, der charakteristisch für andere *Melandrium*-Arten und verwandte Gattungen ist, kann in einer einzigen Stufe erfolgen, nämlich durch den Verlust des Segments I im Y-Chromosom. Primär muß die Evolution der Diözie bei *Melandrium* durch die Entwicklung des Hemmungsmechanismus im Segment I vor sich gegangen sein; sekundär wurde sie durch die vollständige Koppelung der Hemmungsgene mit den männlichen Genen stabilisiert.

Hier soll nicht weiter auf dieses Evolutionsproblem eingegangen, sondern die nächste Seite des Geschlechtsbestimmungsproblems behandelt werden. Die Frage kann folgendermaßen formuliert werden: Was wissen wir über die genetische Determination der bisexuellen Potenz bei *Melandrium*? Dieses Problem muß im Zusammenhang mit der Bedeutung der X-Chromosomen und der Autosomen für die Geschlechtsbestimmung betrachtet werden. Im Hinblick auf das X-Chromosom hat bereits WARMKE diese Frage berührt und festgestellt, daß das X-Chromosom weibchenbestimmend wirkt, weil seine tetraploiden XXXXY-Pflanzen Hermaphroditen sind. In meinem eigenen Material wurde diesem Problem besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und zwar anläßlich meines Studiums der Geschlechtsdifferenzierung bei triploiden Nachkommen von Pflanzen, die gleichzeitig verschiedene Autosomenkombinationen und verschiedene Geschlechtschromosomenkombinationen aufweisen.

3. Geschlechtsbestimmung triploider Nachkommenpflanzen.

Außer normalen männlichen Pflanzen mit Y-Chromosom und weiblichen Pflanzen ohne Y-Chromosom entstanden aus der Kreuzung zwischen Triploiden im ganzen neun hermaphroditische Pflanzen, die

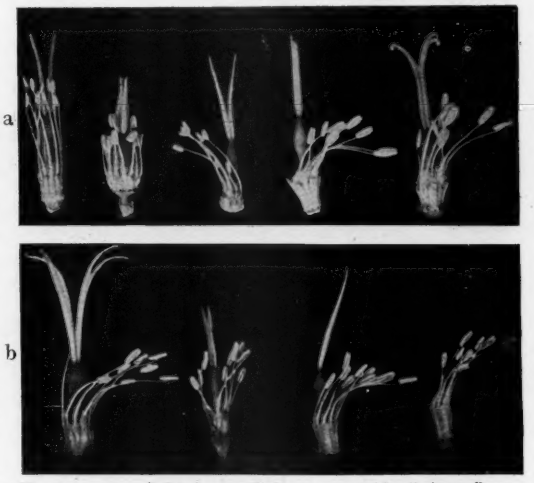


Fig. 6a u. b. a Fünf verschiedene aneuploide Zwitterpflanzen (Androhermaphroditen), die aus triploider Nachkommenschaft entstanden sind. b Vier verschiedene Blüten einer androhermaphroditischen Pflanze, die alle Übergänge zwischen Zwittrigkeit und Männlichkeit zeigen. (Aus WESTERGAARD 1948.)

alle ein Y-Chromosom enthielten (Fig. 6a). Es ist bemerkenswert, daß die zwittrigen Pflanzen unter den Typen mit den meisten Autosomen auftreten und — bis auf eine Ausnahme — drei, nicht zwei X-Chromosomen haben. Phänotypisch unterscheiden sich diese aneuploiden Zwitter von den Fragmentations-Hermaphroditen. Sie sind ausgesprochene Androhermaphroditen; in der Regel sind nur die ersten Blüten ganz bisexuell, die folgenden schwach weiblich und die späteren ganz männlich (Fig. 6b). Alle konnten jedoch selbstbestäubt werden. Die Nachkommen einiger dieser Pflanzen sind durch vier Generationen beobachtet worden. Das Ergebnis dieser Untersuchungen kann folgendermaßen zusammengefaßt werden.

1. Androhermaphroditen entwickeln durch Selbstbestäubung Pflanzen ohne X-Chromosom, die immer ♀♀ sind, und Pflanzen mit Y-Chromosom, die entweder ♂♂ oder ⚥⚥ sind. Auch in diesem Material werden keine Staubgefäße bei *Melandrium*-Pflanzen entwickelt, wenn kein Y-Chromosom vorhanden ist; die Anzahl der Autosomen und der X-Chromosomen ist in diesem Zusammenhang ganz bedeutungslos.

2. Durch Auslese kann sich der zwittrige Typ in weiblicher Richtung verschieben, mit anderen Worten, aus Androhermaphroditen können sich Euhermaphroditen entwickeln. Diese Auslese führt jedoch ausschließlich eine bessere Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane mit sich, während die männlichen Geschlechtsorgane nicht rückgebildet werden; sie bleiben auch weiterhin ganz normal, wenn das Y-Chromosom vorhanden ist. Normale Weibchen oder auch nur Weibchen mit verkümmerten Staubgefäßen sind bei Pflanzen mit einem normalen Y-Chromosom niemals beobachtet worden.

3. Die aneuploiden Euhermaphroditen entwickeln durch Selbstbestäubung wieder Weibchen ohne Y-Chromosom oder auch Hermaphroditen und Männchen mit Y-Chromosom; aber der Prozentsatz der Hermaphroditen kann durch Selektion erhöht werden. Die aneuploiden Hermaphroditen unterscheiden sich hiernach genetisch von den Fragmentations-Hermaphroditen, die niemals Männchen abspalten.

4. Eine Analyse des gesamten triploiden Nachkommenschaftsmaterials, das etwa 500 chromosomenzahl-bestimmte Pflanzen umfaßt, zeigt, daß das Auftreten bisexueller Pflanzen von zwei Faktoren bestimmt wird (neben dem Y-Chromosom), nämlich erstens von der Anzahl der X-Chromosomen und, zweitens, von der Kombination der Autosomen. Diese Feststellung wird durch Tabelle 2 beleuchtet. Die

Tabelle 2. *Die Beziehungen zwischen Chromosomenkonstitution und Geschlecht in den aneuploiden Männchen- und Zwitterpflanzen.*

Geschlechtschromosomen	Anzahl der X-Chromosomen	♂♂	⚥⚥	Total	% ♂♂
XY	1	15	0	15	100
XXY	2	25	3	28	89
XXYY		37	5	42	
XXYYY		1	0	1	
XXXY	3	73	133	205	36
XXXYY		7	5	12	
XXXXY	4	0	8	8	0
XXXXYY		0	1	1	
Total		157	155	312	

Bedeutung des X-Chromosoms ist klar: Steigt die Anzahl der X-Chromosomen von 1 auf 4, so erhöht sich der Prozentsatz der Zwitter von 0 auf 100. Aus dieser Tabelle geht ferner die Bedeutung der Autosomen hervor: Wenn sich Pflanzen mit der gleichen Geschlechtschromosomenkombination (XXY-XXYY-XXXY-XXXYY) entweder zu reinen Männchen oder zu Zwitterpflanzen entwickeln können, muß die Ursache dieses Vorgangs in dem einzigen variablen Faktor — der Autosomenkombination — liegen.

Aus dem vorhandenen Material können somit folgende Schlüsse gezogen werden: Erstens, wie bereits von WARMKE gezeigt wurde, wirkt das X-Chromosom in weiblicher Richtung; zweitens, gewisse Autosomenkombinationen beeinflussen die Entwicklung stärker nach der weiblichen Richtung hin als andere. Letzteres kann am einfachsten durch die Annahme erklärt werden, daß einige Autosome weiblichbestimmend wirken, während andere männlichbestimmend sind. Es muß außerdem angenommen werden, daß die stärker weiblichbestimmenden Kombinationen in dem aneuploiden Material durch ein verändertes inneres Gleichgewicht zwischen männchenbestimmenden und weibchenbestimmenden Autosomen entstehen. Ein solches verändertes Gleichgewicht ist in triploiden Nachkommenschaften möglich, wenn z. B. einige der weibchenbestimmenden Autosomen in der Kombination aaaa oder höheren Valenzen auftreten, während die männchenbestimmenden Autosome nur in der Kombination aa vorkommen.

Eine Zusammenfassung des Ergebnisses der Untersuchungen über den Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Melandrium* ergibt als wichtigsten Nachweis die Feststellung, daß diese Art mit zwei verschiedenen Geschlechtsbestimmungsmechanismen ausgestattet ist: dem primären, geschlechtsproduzierenden Mechanismus und dem sekundären, geschlechtsentscheidenden Mechanismus. Ein System primärer Geschlechtsgene, die männlichen und weiblichen Gene, kontrolliert die Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane. Diese Gene sind allen Autosomen zugeteilt, und zwar in der Weise, daß einige überwiegend (doch nicht unbedingt ausschließlich) männliche Gene enthalten und deshalb „nach der männlichen Richtung ziehen", während andere „in weiblicher Richtung ziehen", da sie hauptsächlich weibliche Gene enthalten. Wäre dieser Mechanismus allein tätig, so würde er die Bildung eines bisexuellen Individuums kontrollieren. Bei einer diözischen Art interferiert jedoch dieser primäre, *geschlechtsproduzierende* Mechanismus mit einem sekundären, *geschlechtsentscheidenden* Mechanismus, und zwar in der Weise, daß in einem einzelnen Individuum jeweils nur die eine der beiden potentiellen Möglichkeiten des primären Mechanismus zur Entwicklung gelangt. Der geschlechtsentscheidende Mechanismus liegt in den differentiellen Segmenten der Geschlechtschromosomen, bei *Melandrium* also im Y-Chromosom; er wirkt, wie bereits erwähnt, nach dem „Bremse-Zahnrad"-Prinzip, je nachdem ob er vorhanden ist oder fehlt. Bei *Drosophila* liegen die geschlechtsentscheidenden Gene im differentiellen Segment des X-Chromosoms, nicht im Y-Chromosom, das aber trotzdem primäre männliche Gene umschließt (da *Drosophila*-Männchen ohne Y steril sind). Bei *Melandrium* ist das X-Chromosom weibchenbestimmend in dem Sinne, daß es primäre weibliche Gene enthält. Es besteht jedoch kein Grund dafür anzunehmen, daß bei *Melandrium* das X-Chromosom für den geschlechtsentscheidenden Mechanismus von Bedeutung sei; diese Funktion bleibt einzig und allein dem Y-Chromosom vorbehalten.

Endlich soll noch darauf hingewiesen werden, daß die Auffassung, die Funktion des Y-Chromosoms wirke nach dem „Bremse-Zahnrad"-Prinzip, voll mit dem aneuploiden Material in Einklang steht. Die weibchenhemmende Funktion des differentiellen Segments des Y-Chromosoms kann durch eine Akkumulation weibchenbestimmender X-Chromosomen und Autosomen unwirksam gemacht werden in gleicher Weise, wie die normale Bremskraft einer Maschine durch Verstärkung

der Zugkraft ausgeschaltet werden kann. Die männchenbestimmende Funktion der Segmente II und III des Y-Chromosoms (Fig. 5) kann dagegen nicht durch eine Akkumulation männchenbestimmender Autosomen ersetzt werden, ebenso wie auch eine Herabsetzung der Anzahl der X-Chromosomen wirkungslos wäre. Man kann ja auch nicht den Verlust einiger wichtiger Zahnräder in einer Maschine dadurch ausgleichen, daß man die Dimensionen der übrigen Zahnräder vergrößert.

Zum Schluß sollen noch einige Bemerkungen über die Bedeutung dieser Ergebnisse für die allgemeinen Geschlechtsbestimmungstheorien angeführt werden. Zwischen den hier diskutierten Beobachtungen und den Beobachtungen über den Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei anderen Arten besteht nicht der geringste Widerspruch; ganz im Gegenteil, die Beziehung zwischen einem geschlechtsproduzierenden und einem geschlechtsentscheidenden Mechanismus geht auf das schönste aus den Untersuchungen an *Drosophila* und anderen diözischen Arten hervor, deren Geschlechtsbestimmung einer eingehenderen Analyse unterzogen worden ist. Das Vorhandensein von sowohl männlichen als auch weiblichen Genen in Autosomen wurde von WINGE an *Lebistes* (Zahnkarpfen) klar bewiesen, und der Erklärung von GOLDSCHMIDTs *Lymantria* (Schwammspinner)-Kreuzungen darf sicher ein ähnliches System zugrunde gelegt werden (WINGE). Die bedeutungsvolle Funktion des Y-Chromosoms bei der Geschlechtsbestimmung ist an verschiedenen Tierarten nachgewiesen worden [so von WINGE an *Lebistes* (Zahnkarpfen), von HUMPHREY an *Amblystoma* (Axolotl)], und auch Pflanzen sind daraufhin untersucht worden [so z. B. *Rumex acetosella* (kleiner Sauerampfer) von A. LÖVE, *Asparagus officinale* (Spargel) von RICK, u. a. m.].

Dagegen ist es nicht ganz so einfach, unsere Beobachtungen mit der allgemeinen Formulierung und Symbolisierung in Einklang zu bringen, deren sich CORRENS, GOLDSCHMIDT und neuerdings besonders HARTMANN bedienen. HARTMANN unterscheidet zwischen Geschlechtspotenzen, einem männlichen A-Komplex und einem weiblichen G-Komplex, und Geschlechtsrealisatoren, männlichen M- und weiblichen F-Realisatoren. Seine Geschlechtspotenzen entsprechen einigermaßen dem, was im vorstehenden als geschlechtsproduzierende Gene bezeichnet wurde (männliche und weibliche Gene). Die Realisatoren decken ungefähr den Begriff „geschlechtsentscheidender Mechanismus". Nach HARTMANN soll der Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Melandrium* nach der Formel ♀ AGAGFF, ♂ AGAGFM geschrieben werden, wobei M über F dominiert. Eine solche Formel beschreibt jedoch keineswegs den tatsächlich vorliegenden Umstand, daß das Y-Chromosom das einzig geschlechtsentscheidende Chromosom ist, dessen Wirkung auf der unbedingten Koppelung eines Hemmungsfaktors (der die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane unterdrückt) mit wesentlichen männlichen Genen beruht (die als Glied in dem primären Geschlechtsmechanismus aufzufassen sind).

Ich glaube nicht, daß dieser Vorgang überhaupt mit Hilfe des AGMF-Systems beschrieben werden kann, da dieses System allzu schematisch und unelastisch ist, um der ungeheuren Variation gerecht zu werden, die wir in den Geschlechtsbestimmungsmechanismen kennen und noch weiterhin entdecken werden. Auch bin ich mit HARTMANN uneinig darin, daß die Realisatoren M und F unbedingt in den bisexuellen Arten vorhanden sein müssen, wo sie seiner Meinung nach gleich stark wirken. Es erscheint mir viel einfacher, den bisexuellen Typ als ein Ergebnis des primären geschlechtsproduzierenden Mechanismus der männlichen und weiblichen Geschlechtsgene zu erklären. Die Einführung von M und F bei bisexuellen Arten halte ich für eine überflüssige Komplikation. Wenn ich an Stelle des Begriffes geschlechtsbestimmende Gene die Bezeichnungen geschlechtsproduzierende (männliche und weibliche Gene) und geschlechtsentscheidende Gensysteme vorziehe, geschieht es deshalb, weil ersterer Begriff nicht mehr klar genug definiert ist. Am besten gebraucht man ihn in ganz neutraler Bedeutung, denn sowohl männliche als weibliche und geschlechtsentscheidende Gene sind ja geschlechtsbestimmend. Es darf jedoch ausdrücklich betont werden, daß diese Meinungsverschiedenheit mit der HARTMANNschen Schule überwiegend rein formalistischer Natur ist: nur die Art, wie die Tatsachen beschrieben werden, steht zur Diskussion, nicht etwa die Tatsachen selbst.

Mit unserem Verständnis des Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei *Melandrium* sind wir unzweifelhaft so weit gekommen, wie es mit Hilfe der zytogenetischen Methodik möglich ist; auch auf diesem Gebiete gehört die Zukunft dem Biochemiker und dem Physiologen. Der nächste Schritt muß nun sein, zu untersuchen, auf welche Weise die Gene des Y-Chromosoms die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane hemmen, und ferner, wie die Gene wirken, welche die verschiedenen Stadien der Staubgefäßbildung in Gang setzen.

Wir haben den Versuch unternommen, das erste Problem dadurch zu beleuchten, daß wir bisexuelle Fragmentations-Hermaphroditen auf normale Männchen gepfropft haben. Es war die Absicht, dadurch in Erfahrung zu bringen, ob die hemmende Wirkung vom Grundstamm auf das Pfropfreis übertragen werden kann. Wir haben dabei nach der von GLUSTSCHENKO beschriebenen Methodik gearbeitet und junge Keimpflanzen auf ausgewachsene Männchen gepfropft. Die Versuche, die hemmende Wirkung zu übertragen, sind bisher negativ ausgefallen, sie sollen aber fortgesetzt werden.

Zum Verständnis des zweiten Problems — Genkontrollierte Bildung von Staubgefäßen — liegt vielleicht in der Natur selber ein Schlüssel. Eine *Melandrium*-Pflanze kann, wie gezeigt wurde, keine Staubgefäße entwickeln, wenn die Zentromerregion des Y-Chromosoms fehlt. Werden aber *Melandrium*-Pflanzen mit den Sporen des Brandpilzes *Ustilago violacea* infiziert, so entwickeln die infizierten Weibchen morphologisch normale Staubgefäße, in denen der Pilz seine Sporen bildet. Die Staubbeutel enthalten aber keinen Pollen. Sollte am Ende der Pilz imstande sein, die gleichen Stoffe zu bilden, deren Synthese normal von den männlichen Genen im Y-Chromosom kontrolliert wird? STRASBURGER hat bereits klar erkannt, daß in diesem Phänomen vielleicht der Schlüssel zum Verständnis des physiologischen Geschlechtsbestimmungsmechanismus zu finden ist. Viele nach ihm — auch der Verfasser — haben versucht, diesen Schlüssel zu verwenden, bisher aber

mit negativem Erfolg. Lernen wir es, diesen Schlüssel richtig zu gebrauchen, so wird er uns sicherlich die Tür zu dem System der Geschlechtshormone öffnen, das bei den höheren Pflanzen zweifelsohne in gleicher Weise vorhanden ist wie bei den Tieren und Algen. Die Einsicht in dieses System wird auch für die angewandte botanische Sexualgenetik von allergrößter Bedeutung sein.

Literatur.

GLUSTSCHENKO, I. J.: Die vegetative Hybridisation von Pflanzen. Berlin 1950. — HARTMANN, M.: Die Sexualität. Jena 1943. — WARMKE, H. E.: Amer. J. Bot. 33, 648 (1946). — WESTERGAARD, M.: Hereditas (Lund) 34, 257 (1948). (Hier weitere Literatur.)

Genetisches Institut der Universität Kopenhagen.

Eingegangen am 17. September 1952.

Zur Energetik der stationären chemischen Zustände in der Zelle*).

Von H. NETTER, Kiel.

Leben ist auch im Leerlauf des Ruhezustandes eine dynamische Erscheinung. Diese Dynamik trägt zwar einen besonderen Charakter, aber sie kann sich dennoch nicht den Grundgesetzen der Thermodynamik entziehen. Die Energetik hat den Beitrag des biochemischen Einzelvorganges zur Erhaltung der Arbeitsfähigkeit des lebendigen Systems zu werten. Diese Wertung vermittelt gleichzeitig einen Einblick in den spezifischen, d.h. den dynamischen Aufbau des Lebendigen.

Will man ihn erkennen, dann tut man gut, den Zustand des Zelltodes zum Vergleich heranzuziehen. Man denke sich die Bereitstellung von Energie durch eine plötzliche Einstellung aller Stoffwechselprozesse angehalten. Keinesfalls würde dann die Ordnung der Zelle unverändert bleiben, vielmehr würden sich Konzentrationsunterschiede, Potentiale usw. ausgleichen. Die vorhandenen klein- und großmolekularen organischen Stoffe würden in Gegenwart der Fermente bald das Gleichgewicht erreichen, welches ihnen auch im Reagenzglas ohne den Ablauf energieliefernder Vorgänge zukäme. Es stellte sich nach einem kurzen reversiblen Stadium der Dauerzustand des thermodynamischen Gleichgewichtes ein, in dem sich keine feststellbaren Vorgänge mehr vollziehen. Die Änderung der freien Energie (ΔF) bzw. der freien Enthalpie (ΔG) und die Änderung der Entropie (ΔS) sind gleich null geworden[1]). Die freien Energien haben dann ihr Minimum und die zugehörigen Entropien aller abgelaufenen Entspannungsprozesse ihr Maximum erreicht. Der Zelltod kann so thermodynamisch nicht anders als durch Abnahme der Ordnung bzw. Zunahme der Zustandswahrscheinlichkeit gekennzeichnet werden. Während des Lebens wird also ein höherer Ordnungszustand durch Energiezuführung aufrechterhalten. So wird der spontan angestrebten Entropiezunahme entgegengearbeitet, d.h. sie selbst auf einem niedrigen Wert gehalten: die Teilmechanismen werden an der Erreichung ihrer Gleichgewichte gehindert. Sie bleiben so zur Leistung von Arbeit fähig, die sie unter Verlust ihrer Ordnung bzw. Zunahme ihrer Entropie bei Annäherung an das Gleichgewicht abgeben. Sinn des Energiestoffwechsels ist also Niedrighaltung der Entropie arbeitsfähiger Systeme. In der Erholung ist ihr Zweck sogar die Verminderung der bei der Energieabgabe aus arbeitsfähigen Systemen erhöhten Entropie.

Bei chemischen Vorgängen, also solchen, bei denen die Konzentration von Stoffen geändert wird, ist es leicht, dieses Verhalten mit Hilfe der VAN'T HOFFschen Energiegleichung zu formulieren:

$$\Delta G = -RT \ln K + RT \ln x. \qquad (1)$$

Hier ist K die Gleichgewichtskonstante und x das Verhältnis der Konzentration von End- zu Ausgangsstoff. Ist dieser Quotient gleich dem K-Wert, dann liegt Gleichgewicht vor; der ΔG-Wert wird gleich null. Ist gleich viel Ausgangs- und Endstoff vorhanden, dann ist das zweite Glied null und die freie Energie gleich dem ersten Glied. Liegt mehr Endstoff vor, als dem Gleichgewicht entspricht, dann ist ΔG positiv, d.h. die Reaktion kann nicht ablaufen. Liegt weniger Endstoff vor, dann ist ΔG negativ, d.h. die Reaktion vollzieht sich. Die Abweichung des zweiten Gliedes vom ersten müßte nach dieser Darstellung summarisch als Ausdruck der Entfernung aus dem thermodynamischen Gleichgewicht der Todesruhe angesehen werden können, wie sie im Leben durch den Energiestoffwechsel erzwungen wird. Sie wäre so energetisch in Kalorien auszudrücken.

Dennoch ist es nicht ohne weiteres möglich, wie man zunächst vermuten könnte, aus der kalorischen Größe des Stoffumsatzes in der Ruhe die Entfernung vom Gleichgewicht unmittelbar in thermodynamischem Maß anzugeben. Nicht nur, weil es hier auf die freie Energie und nicht auf die Wärmetönung ankommt. Man benötigt hierzu noch eine nicht leicht summarisch anzugebende Geschwindigkeitsgröße. Denn wenn ein Mol von der statischen Gleichgewichtslage (K) entfernt in die des „Fließgleichgewichtes" (X) gebracht werden soll, dann ist zwar die hierzu notwendige Arbeit leicht angebbar; sie wäre: $\Delta G = RT \ln \frac{X}{K}$. Aber es ist ja zu ermitteln, für welche Stoffmenge diese Arbeit in der Zeiteinheit zu leisten ist. Dazu muß die Geschwindigkeitskonstante (x_2) der energieverzehrenden, d.h. vom Gleichgewicht abführenden Teilreaktion und die durch ihren Ablauf dauernd aufrechterhaltene Konzentration a' bekannt sein. Würde sie z.B. nur langsam zu verlaufen brauchen, also das falsche Gleichgewicht gewissermaßen einfrieren, dann wäre auch die aufzubringende Arbeit gering. Nach KUHN [*1*] und v. BERTALANFFY [*2*] ergibt sich so die

*) Vortrag beim 1. Mosbacher Colloquium am 28. September 1950.

[1]) Zur Nomenklatur: Mit den hier benutzten Symbolen lautet der Entropiesatz für isotherme Abläufe:

$\Delta F = \Delta U - T \cdot \Delta S$ für konstantes Volumen (Änderung für freie Energie);

$\Delta G = \Delta H - T \cdot \Delta S$ für konstanten Druck (Änderung der freien Enthalpie).

Dabei ist die Enthalpie: $H = U + p \cdot V$.

im Minimum aufzubringende Arbeit für den Fall, daß $X > K$, zu:

$$\frac{\Delta G}{dt} = (X - K)\, x_2\, a' RT \ln \frac{X}{K}, \qquad (2)$$

wenn der stationäre Zustand folgendermaßen formuliert wurde:

$$e' \underset{x_1}{\overset{x_2}{\rightleftharpoons}} a'; \quad \text{d.h.: } e' \cdot x_2 = a' \cdot x_1$$

$$X = x_1/x_2 = e'/a'.$$

Zweifellos können aber die speziellen physikochemischen Einzelarbeiten zur Zeit noch ebenso selten in ihrer Größe angegeben werden wie die zugehörigen Konzentrationen im Fließgleichgewicht und die Geschwindigkeitskonstanten. Allgemein jedoch ist durch diese Beziehung der Weg zur Erfassung des stationären Zustandes vorgezeichnet.

Bis zu der Zeit aber, wo man ihn praktisch beschreiten kann, wird man sich wie der Techniker oft mit der Angabe über den thermodynamischen Wirkungsgrad einzelner oder summarischer Leistungen begnügen müssen. Auch ist die nach obigem Ansatz ermittelte Größe nur die minimal notwendige Arbeit. Und es hängt vom Nutzeffekt ab, wieviel mehr freie Energie durch einen Stoffwechselprozeß bereitzustellen ist, um die betrachtete Arbeit der Aufrechterhaltung des arbeitsfähigen Fließgleichgewichtes zu leisten.

Jede energetische Untersuchung eines biochemischen Vorganges hat daher die Kenntnis des Nutzeffektes einzubeziehen. Wir definieren ihn als die wirklich geleistete Arbeit (A_n) im Verhältnis zu der, die bei reversibler und isothermer Führung als maximale Arbeit (A_m) aus der freien Energie des abgelaufenen Prozesses hätte gewonnen werden können.

$$A_n/\Delta G = A_n/A_m = N.$$

Dazu müssen die freien Energien der Reaktionen unter den in der Zelle gegebenen Umständen bekannt sein. Die Nutzeffekte schwanken bei verschiedenen Zellleistungen in außerordentlich weiten Grenzen, d.h. es gibt Vorgänge mit sehr niedrigen und mit beachtenswert hohen Nutzeffekten.

Diese Tatsache erschwert auch die Einsetzung der Entropie als Maß der Zelleistung. Gewiß hat der Wert des Grundumsatzes mit Kal/Grad auch die Dimension der Entropie. Aber er umfaßt die primäre Abfallwärme, welche bei dem Vorgang entsteht und zum großen Teil durch seine Irreversibilität bestimmt wird, und die sekundäre, welche erst nach Leistung der entsprechenden Zellarbeit frei wird. Je größer der irreversible Anteil ist, um so geringer ist der Nutzeffekt. Die Summe kann also nichts über die Differenz der beiden Konstanten des Fließgleichgewichtes (2) aussagen, welche der thermodynamische Ausdruck nur des reversiblen Arbeitsbedarfes ist; und nur auf eine reversible Arbeit bezieht sich die Entropie.

Dennoch wird man im allgemeinen nicht fehlgehen, wenn man für ein Organ mit größerem Umsatz auch eine höhere Organisationsarbeit annimmt. In diesem Postulat wird man durch folgende Regelmäßigkeit bestärkt. Die Organe, welche den höchsten Sauerstoffverbrauch besitzen, stellen nach Absperrung seiner Zufuhr ihre Tätigkeit am schnellsten ein, d.h. ihr Ordnungszustand wird schnell bis zur Leistungsunfähigkeit vermindert. Umgekehrt, je geringer der Verbrauch, um so geringer ist die Vulnerabilität.

Doch mahnt hier folgendes Verhalten zur Vorsicht. Das Gehirn mit sehr hohem O_2-Verbrauch stellt seine Funktion äußerst schnell ein und zeigt sehr schnell, nämlich in der Rinde schon nach 3 bis 4 min histologisch nachweisbare Veränderungen als Ausdruck einer zur Nekrose führenden irreversiblen Schädigung. Die Niere mit ebenfalls sehr hohem O_2-Bedarf unterbricht ihre Tätigkeit auch sehr prompt, entwickelt aber Nekrosen erst nach längerem O_2-Mangel. Dazu paßt die lange Zeit des O_2-Mangels, welche ohne das Eintreten wesentlicher Schäden von der Niere ertragen werden kann (Wiederbelebungszeit). Der Leistungsapparat, d.h. oft nur der Leerlauf, welcher die Arbeitsbereitschaft erhält, und der der Strukturerhaltung sind also nach diesen Erfahrungen verschieden empfindlich. Das mag darauf beruhen, daß der Strukturerhaltungs- und der Leistungsstoffwechsel bei beiden Organen eben recht verschieden groß sein werden. Der Unterschied zwischen beiden müßte also in der Niere recht groß und im Gehirn klein sein (Tabelle 1).

Tabelle 1.

	Q_{O_2}	Lähmungszeit	Wiederbelebungszeit
Hirnrinde . . .	10,8	10—30 sec	5—6 min
Retina	30,6	5—10 sec	22 min
Niere	30	kurz	2—3 Std

Atmungsgröße und Wiederbelebungszeit einiger Organe. Q_{O_2} bedeutet O_2-Verbrauch in mm³ pro Gewebstrockengewicht und Std. (Nach OPITZ und SCHNEIDER [3].)

Diese Empfindlichkeit der Strukturen geht aber nun wieder nicht deutlich parallel der Größe der Umsatzrate der Bauelemente. Das Gehirn mit dem großen Energieumsatz und der hohen Strukturempfindlichkeit hat nur einen verhältnismäßig geringen Turnover seiner makromolekularen Strukturelemente, gemessen an der Austauschrate von „Tracern". Ob die geringe Durchlässigkeit der Bluthirnschranke zur Erklärung dieser Tatsache genügt, steht dahin.

Mit der Nennung der eben gebrachten zwei Möglichkeiten, nämlich des Eintretens von Energie in den Leistungs- und den Strukturerhaltungsapparat, sind zwei Gruppen von Erscheinungen abgegrenzt, welche aus didaktischen Gründen häufig getrennt voneinander behandelt werden. Dennoch sind beide nicht ohne einander denkbar, denn jegliche Leistung vollzieht sich an einer Struktur, welche ihrerseits jene Dynamik bestimmt und ihr auch unterliegt. Will man die Möglichkeiten in der Zelle nach einfachen Gesichtspunkten gruppieren, so ist es zweckmäßig, von den niedrigmolekularen organischen Stoffen, den makromolekularen Strukturbildern und den Ionen zu sprechen.

Über die ersteren soll hier zunächst nur gesagt werden, daß der gesamte Betriebsstoffwechsel und der Wechsel der Bausteine für die Strukturbildner sich im „offenen" System vollzieht. Es liegt ein dynamisches Gleichgewicht vor, gut illustriert z.B. am Schicksal des Phosphates. Phosphorylierung mit Energiebindung und Dephosphorylierung mit Energieübertragung halten einander das Gleichgewicht (LYNEN [4]).

Dabei wird die Energie aus der Spaltung oder der Oxydation etwa mit gut 60% Nutzeffekt von der

Phosphatbindung übernommen. Im Durchschnitt wird nämlich gefunden, daß auf ein veratmetes Atom Sauerstoff 3,1 Molekeln anorganisches Phosphat zu energiereichem Phosphat gebunden werden. Die freie Energie dieser Bindung sei mit 12 kcal und die der Oxydation eines Mols Glukose durch $12 \cdot \frac{1}{2} O_2$ mit 706 kcal eingesetzt. Die Veratmung eines Mols Glukose hätte dann zur Bindung von $12 \cdot 3{,}1 \cdot 12 = 446$ kcal in Form energiereicher Phosphate geführt, d.h. von 706 zur Verfügung gestellten Kalorien sind 446 in die energiereichen Phosphate übertragen. Dieser Übertragungsvorgang hat daher mit einem Nutzeffekt von 446/706, d.h. 63% gearbeitet. Da alle diese Versuche noch nicht unter maximal günstigen Bedingungen für die Erhaltung des katalytischen Systems vorgenommen werden können, ist es wahrscheinlich, daß der Nutzeffekt in vivo noch höher liegt. Auch aus zwei anderen Gründen ist es zur Zeit noch nicht möglich, genauere quantitative Angaben zu machen. Die hier mit 12 kcal zunächst niedrig angegebene Energie bezieht sich auf die Spaltung der Adenosintriphosphorsäure (ATP). Ihre Größe fällt mit dem p_H, mit steigender Konzentration von anorganischem Phosphat und wachsendem Quotienten des Reaktionsproduktes im Vergleich zur Ausgangssubstanz. Unter günstigen biologisch möglichen Bedingungen kann die Änderung der freien Energie deshalb noch um 3 bis 5 kcal größer sein. Größer ist sie zweitens auch bei den Acyl- und Enolphosphaten. Sie entstehen praktisch aber nur als Zwischenstufen auf dem Wege zur Bildung von ATP oder Kreatin-Phosphorsäure. Nach allem wird man nicht fehlgehen, praktisch für die oxydative Phosphorylierung einen Wirkungsgrad von gut 70% einzusetzen.

Der Energieumsatz erreicht also zunächst eine Niedrighaltung der Konzentration von freiem Phosphat. Dieses selbst aber ist andererseits wiederum notwendig, um in früheren Stadien des Stoffabbaues in Funktion zu treten. Seine völlige Erschöpfung würde umgekehrt Gärung und Atmung nicht zustande kommen lassen, wie seine Vermehrung beide Vorgänge fördert. Soll nun aber die Energie des Stoffumsatzes überhaupt nutzbar gemacht werden, dann wird sie den energiereichen Phosphaten, d.h. im wesentlichen dem Phosphokreatin und der ATP entnommen. Mit der Energieübertragung aus diesen Bindungen aber wird anorganisches — den weiteren Abbau auslösendes — Phosphat frei. Sein Entstehen und seine erneute Festlegung, d.h. seine Wechselzahl in der Zeiteinheit muß demnach als ein Maß für die Energieumsetzung der Zelle angesehen werden.

Dehydrierung und Dehydratisierung erzeugen Energie, Phosphokreatin speichert sie, ATP überträgt sie auf die Fibrille, und Actomyosin verbraucht sie. Dieser zusammenfassende Satz von FELIX [5] läßt sich sinngemäß auch von der Muskulatur auf andere Zelleistungen übertragen.

Man hat Anhaltspunkte dafür, daß diese Rolle der Phosphate von ganz allgemeiner Bedeutung für die verschiedenartigen chemischen Leistungen der Zelle ist. Ohne aber auf ihre katalytische Funktion einzugehen, soll für derartige Leistungen im folgenden (Tabelle 2) nur noch der thermodynamische Wirkungsgrad angegeben werden [6].

Auffallend niedrig liegen oft die summarischen Nutzeffekte bei der Energieverwertung zur Bildung

Tabelle 2. *Nutzeffekte für die Bildung:*

von Kohlenhydraten aus der Energie der Oxydation	
von Schwefel	rund 8%
von NH_3 zu Nitrit	rund 6%
von Nitrit zu Nitrat	rund 7%
von Eiweißen aus Kohlenhydraten	
a) mit Reduktion von Nitrat	rund 30%
b) mit NH_4	bis rund 65%
von Fetten aus Kohlenhydraten	hoch
von Kohlenhydraten aus der Lichtenergie über die Photolyse des H_2O	
im roten Gebiet (644 mμ)	bis 88%
aus der Energie der Knallgasreaktion $H_2 + \frac{1}{2} O_2$ (Bac. pycnoticus)	30%.

organischer Stoffe. Dies trifft besonders dann zu, wenn die Oxydation anorganischer Substanzen diese Energie liefert. So beträgt N für die Oxydation des Schwefels bei den Schwefelbakterien rund 8%. Nicht besser, eher schlechter liegt die Ausnutzung bei den Nitrit- oder den Nitratbildnern. Sie verwenden die Oxydationsenergie, welche beim Übergang von NH_3 zum Nitrit bzw. von diesem zum Nitrat frei wird, zum Aufbau ihrer Kohlenhydrate. Wird umgekehrt bei der Eiweißbildung das Nitrat des Bodens mit Hilfe der Energie aus vorgebildetem Kohlenhydrat reduziert, dann ergibt sich hierbei ein Nutzeffekt von 28 bis 30%. Dieser noch relativ niedrige Wert drückt den Gesamteffekt bei der Eiweißbildung aus Kohlenhydrat herab. Wird Stickstoff in schon reduzierter Form geboten, so können wie bei der Hefe unter optimalen Bedingungen 60 bis 65% der Kohlenhydratenergie in das Eiweiß übergehen. Jedoch ist die Güte dieses Vorganges je nach den äußeren und inneren Bedingungen sehr weiten Schwankungen unterworfen. Es kommt hierbei unter anderem wahrscheinlich auf die Koppelung der Oxydation mit den Synthesevorgängen über die energiereichen Phosphate an. Beim Übergang von Kohlenhydraten in Fett liegt im allgemeinen eine sehr gute Ökonomie, also hoher Nutzeffekt mit geringem Energieverlust vor.

Der vom energetischen Standpunkt für den Biologen bedeutungsvollste Vorgang ist die unterteilte Knallgasreaktion, d.h. die Oxydation des Wasserstoffes, zu dessen Darreichung geeignete Kohlenstoffgerüste benutzt werden. Ihre Umkehrung, die Photolyse des Wassers in Wasserstoff und Sauerstoff, vollzieht sich unter der Einwirkung des Chlorophylls bei der Photosynthese. Der Nutzeffekt dieses ganzen Vorganges liegt recht hoch: er kann gut 60% betragen, wenn man die von WARBURG auch bis zuletzt immer wieder bestätigten Zahlen verwendet. Ja neuerdings gelang es WARBURG [7] nach systematischem Studium der optimalen Bedingungen, einen Nutzeffekt von 88% im roten Licht (644 mμ) zu messen. Das entspricht einer Aufnahme von 2,9 mol Lichtquanten; 2,7 Mole bringen die zur Photosynthese pro Mol CO_2 benötigten 117 kcal mit. Der wichtigste biochemische Vorgang kann demnach mit einem Nutzeffekt ablaufen, wie er in der gesamten Erscheinungswelt nur selten anzutreffen ist oder nur bei besonders günstig liegenden Teilreaktionen beobachtet wird. Zu solchen Reaktionen gehört z.B. die Übertragung der Energie der Milchsäurebildung auf das sich bildende Kreatinphosphat. Auch wenn die Energie der direkten Knallgasreaktion mit molekularem Gärungswasserstoff, z.B. bei Bac. pycnoticus, zur Synthese hochmolekularer Stoffe benutzt wird, ergeben sich mit 30% sehr beachtliche Nutzeffekte. Gewöhnlich steht aber der

molekulare Wasserstoff nicht zur Verfügung, sondern es vollzieht sich der schrittweise Atmungsprozeß mit Dehydrierung, Elektronentransport und Wasserbildung. Er übergibt die Energie aus den organischen Betriebsstoffen über Phosphat- und Redoxkoppelung stufenweise den energieverzehrenden Elementarsystemen.

Alle diese Vorgänge sind im Prinzip reversibel. Auch jene Übergänge im intermediären K.H.-Stoffwechsel, welche wie die Decarboxylierungen es bisher nicht zu sein schienen, konnten als prinzipiell umkehrbar erkannt werden. Sogar die Spaltung der Enolphosphorbrenztraubensäure mit Adenosindiphosphat ist es, wie LARDY 1945 unter Anwendung der Isotopentechnik gezeigt hat. Man kann daher primär eine hohe Güte in der Ausnutzung aller dieser Einzelprozesse erwarten. Diese Tatsache legt auch die Vermutung nahe, daß die primäre irreversible Abfallwärme nicht allzu groß ist und die Hauptwärme des Grundumsatzes von Zellen und Organen nach Leistung der verschiedensten Arbeiten zur Aufrechterhaltung der Fließgleichgewichte entsteht. Da die innere Energie des Systems dabei nicht zunimmt, muß ja diese Arbeit letzten Endes als Wärme voll in Erscheinung treten.

Ein Verlust muß aber bei den Oxydationen für die Stellen diskutiert werden, bei denen der Sauerstoff mit dem Atmungsferment in nicht leicht reversibel zu gestaltender Form reagiert. Aus der vermutlichen Lage seines Redoxpotentials und seines durchschnittlichen Redoxverhältnisses in vivo muß dessen Größe zu etwa 15% der gesamten Oxydationsenergie erwartet werden (Fig. 1). Wieweit dieser Teil außer zur Aufrechterhaltung der Isothermie verwertet werden kann, steht dahin.

Vergleicht man nun die hiernach zur Verfügung gestellten 85% der Oxydationsenergie und den auf die gesamte freie Energie bezogenen Wirkungsgrad der oxydativen Phosphorylierung von etwa 70% miteinander, dann ergibt sich, daß die Übernahme der 85% in die Phosphatbindung mit der recht hohen Ausbeute von über 80% erfolgt[1]). Für die Bindung des Phosphates mit Kreatin zu Phosphagen ist dieses Verhalten schon früher von LUNDSGAARD [9] gefunden worden. Es ist bemerkenswert, daß gerade diese energetisch so günstigen Abläufe im Vordergrund aller biochemischen Zwischenreaktionen stehen. Das liegt sicher zu einem guten Teil daran, daß sie auch kinetisch besonders gute Möglichkeiten bieten. Die naheliegende Frage jedoch, ob die Lebewesen im Laufe der Entwicklung Prozesse mit einem höheren Wirkungsgrad ausgebildet oder ausgesucht hätten, ist mit den Mitteln der reinen Naturwissenschaft allein nicht zu beantworten.

Die Arbeit zur Aufrechterhaltung der stationären Gleichgewichte dient in der Ruhe zur Erhaltung der stofflichen Anordnung. Es sei in diesem Zusammenhang von vielen Spezialleistungen abgesehen und nicht näher auf die von W. KUHN [1] betonte Aufrechterhaltung des optischen Reinheitsgrades der asymmetrisch konfigurierten Stoffe eingegangen. Dazu mögen hier folgende Andeutungen genügen. Die asymmetrische Synthese wird durch Katalysatoren bewirkt, welche den einen Antipoden entscheidend schneller entstehen oder verschwinden lassen als den anderen. Es ist aber unvermeidlich, daß in Gegenwart eines solchen Katalysators auch der andere optische Antipode entsteht, und im Gleichgewichtszustand würde daher das Racemat vorliegen. Wenn praktisch nur die eine Form angetroffen wird, so liegt das daran, daß kein statisches Gleichgewicht, sondern ein stationärer Zustand aufrechterhalten wird. Das geschieht in der Hauptsache dadurch, daß der zunächst entstehende Antipode sofort in sekundären Reaktionen verarbeitet wird. Vollziehen sich bei Störungen des sie katalysierenden Systems (Krebs, Altern) diese verlangsamt, dann kann auch der sonst kaum nachweisbare Antipode sich bilden. Wie groß der Energiebedarf zur

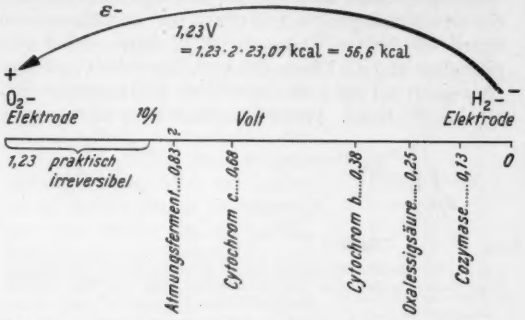


Fig. 1. Ermittlung der Energiewerte von Oxydationen aus Redoxpotentialen. Oxydation des Atmungsfermentes durch O_2, welche hier als irreversibel betrachtet wird. Die Differenz zwischen dem Normalpotential (Redoxverhältnis 1/1) des Fermentes und der O_2-Elektrode ist 0,4 V. Es entspreche der Arbeitspunkt des Fermentes einem Gleichgewicht, in dem der oxydierte Teil 10fach größer als der reduzierte ist. Dann ist das Potential 0,06 V positiver und die Differenz zur O_2-Elektrode um ebensoviel kleiner, d.h. 0,34 V. Ihr Energieäquivalent ist für einen 2-Elektronenvorgang $[O + 2e^- + 2H^+ = H_2O]$: $0{,}34 \cdot 2 \cdot 23{,}06 = 15{,}7$ kcal. Es sei irreversibel. Das bedeutet für die Oxydation von Glukose mit $\Delta G = 706$: $\frac{706 - (6 \cdot 15{,}7)}{706} = 0{,}86$, d.h. 14% von 706 wären bei ihrer biologischen Oxydation irreversibel.

Aufrechterhaltung der optimalen Reinheit ist, kann zur Zeit noch nicht angegeben werden, da einerseits die kinetischen Daten nicht genügend bekannt sind, andererseits aber der tatsächlich stattfindende Umsatz dieser Stoffe auch durch andere Faktoren bedingt wird, welche eine Geschwindigkeit verlangen, bei der die optische Reinheit von selber garantiert ist. Da nämlich die asymmetrischen Stoffe fast alle als Grundkörper von Hochmolekularen dienen, wird man so zur Frage nach der Größe ihres Umsatzes zum Zwecke der Aufrechterhaltung des makromolekularen Polymerisationsgrades geführt.

Daß Eiweiße, Polypeptide oder Polysaccharide sich nicht ohne weiteres in einer einfachen Anhydroreaktion aus den Grundkörpern bilden, ist eine alte Erfahrungstatsache. Der Physikochemiker weiß auch seit langem, daß die Hochmolekularen in wäßriger Lösung thermodynamisch instabil sind, die Eiweißkörper also z.B. spontan in die Aminosäuren zerfallen müßten. Das Gleichgewicht liegt also ganz auf der Seite der monomeren Produkte. Durch Steigerung der Konzentration der Monomeren ist daher eine einfache Reversion im Sinne der Synthese — wie etwa bei der Esterbildung — als reversibler Vorgang praktisch nicht zu erreichen. Sie wäre auch nicht zu verwirklichen, wenn

[1]) Über die noch nicht völlig sichergestellte Beteiligung des Cytochroms C an der oxydativen Phosphorylierung (als Teil der „Atmungskettenphosphorylierung") siehe: JUDAH, J. D.: Biochemic. J. 49, 271 (1950).

die Löslichkeit jener in Wasser um viele Zehnerpotenzen größer wäre, als sie es tatsächlich ist. Wenn Fermente diese Gleichgewichtseinstellung katalysieren, dann kann nur das niedrig molekulare Produkt entstehen. Dennoch weiß man seit über einem Dezennium durch KIESSLING und durch CORI, daß im Reagenzglas Polysaccharide entstehen können — aber in einer Reaktion, welche 1. nicht als Reversion einer Hydrolyse, sondern des Abbaues mit Phosphorsäure (Phosphorolyse) verläuft, und die 2. sich unter Energiezuführung vollzieht. Letztere stammt aus der ATP, und die Umgehung der Spaltung geschieht durch unmittelbare Azetalbildung bei der Phosphorsäureabspaltung aus dem CORI-Ester am radikalstabilisierenden Fermentort. Welcher Polymerisationszustand nun aufrecht erhalten wird, das ist eine Frage der Steuerung der Geschwindigkeit von Aufbau- und Zerfallsreaktion durch die beiden Fermente, d. h. durch die Phosphorylase und die Diastase. Auch der Gehalt an Phosphat spielt bei der reversiblen CORI-Spaltung eine entscheidende Rolle. Freies Phosphat muß sie hemmen

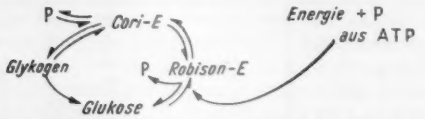


Fig. 2. Dynamische Erhaltung hochpolymerer Stoffe. Endergonischer fermentgesteuerter Elementarzyklus von Ab- und Aufbau des Glykogens.

und damit auch die Synthese des Glykogens. Zweifellos ist nun in der Zelle die Geschwindigkeit der energieverzehrenden Umgehungsreaktion größer als die der Einstellung des Kondensationsgleichgewichtes an der Amylase, also des Zerfalls. Selbst der physiologische Glykogenzerfall verläuft gewöhnlich als Reversion des phosphorylierenden Aufbaus und nicht als Einstellung des Kondensationsgleichgewichtes. Sie würde sich zu langsam vollziehen (Fig. 2).

G. V. SCHULZ hat diese von den Kohlenhydraten bekannten Verhältnisse verallgemeinernd auf das Eiweiß übertragen [*10*]. Gerade hier haben ja die Untersuchungen mit Isotopen gezeigt, daß der zu fordernde Zerfall in dem zyklischen Prozeß von Aufbau und Spaltung sich dauernd vollzieht. Die Geschwindigkeit dieses Zerfalls ist eine durch das katalytische Zellsystem bestimmte Größe. Legt man mit SCHULZ die wahrscheinlich viel zu hoch gegriffene Rate einer Halbwertszeit von einer Woche zugrunde, dann ist der minimale Kalorienbedarf zur Aufrechterhaltung der Polymeren errechenbar. Dazu muß auf den oben erwähnten allgemeinen Ansatz zurückgegriffen werden [*2*]. Das heißt, es muß wieder die Entfernung der beteiligten Konzentrationen im stationären Zustand von denen des statischen Gleichgewichtes benutzt werden. G. V. SCHULZ erhielt als vorläufiges Resultat für den Erwachsenen, daß etwa 100 kcal freie Energie pro Tag für die Aufrechterhaltung des makromolekularen Zustandes unserer eiweißartigen Körperbausteine benötigt würden. Dieses Resultat kontrastiert mit den experimentell gut gestützten Überlegungen von LANG [*11*], nach denen der Energieaufwand zur Eiweißerhaltung nur in der Größenordnung von 1 bis 2% des Grundumsatzes liegen kann. Tatsächlich ist man auch nicht berechtigt, den „Turnover" der radioaktiven Isotopen mit der Größe des Eiweißabbaues und -aufbaues aus den Aminosäuren vollkommen gleichzusetzen, da ein Tausch der Elemente auch ohne entsprechend tiefgreifenden Abbau denkbar ist. Wegen ihrer hohen Aktivierungsenergie sind die Eiweiße auch in Lösung trotz ihrer thermodynamischen Instabilität kinetisch weitgehend stabil.

Dennoch unterliegen die Eiweiße wegen der Gegenwart der Proteinasen in der Zelle einem ständigen hydrolytischen Abbau zu den Aminosäuren entsprechend dem Gleichgewicht, das auch hier weitgehend auf seiten der Monomeren liegt. Gleichzeitig aber findet unter Energiezuführung ein Aufbau statt, der über die acylierten und wahrscheinlich phosphorylierten Aminosäuren führt. Das möglicherweise durch eine Phosphorylierung katalysierte Gleichgewicht kann durch die Energiezuführung auf die Seite der Polymeren verschoben werden. Der hierzu notwendige Energiebedarf ergibt sich nach den Berechnungen von G. V. SCHULZ als abhängig von der Phosphatkonzentration: je geringer die Konzentration dieses Kupplungsstoffes ist, um so kleiner ist auch der Bedarf, so daß wie bei der Glykogensynthese eine Phosphaterniedrigung in der Zelle synthesefördernd wirkt. Außerdem wächst der Bedarf mit dem Logarithmus des Polymerisationsgrades und mit der Kompliziertheit der Molekel, d. h. mit der Zahl der sie zusammensetzenden Grundmolekelarten. Für einen Polymerisationsgrad zwischen 10^3 bis 10^4 ergeben sich 4 bis 7 kcal pro Grundmol. Das ist eine Kalorienmenge, welche das Phosphorsäureanhydrid mit etwa 7 kcal zu liefern bzw. weiterzugeben in der Lage wäre.

Diese Überlegungen demonstrieren besonders überzeugend den dynamischen Charakter der Strukturbildner. Dennoch erscheint es notwendig, diese Stoffe, für einen kleinen Zeitraum betrachtet, als stabil anzusehen. Denn an ihnen als punctum fixum vollzieht sich der Wechsel der niedrig molekularen Stoffe, und nur mit ihrer Hilfe kann er geregelt werden. Auch nur durch sie können die Ungleichgewichte ihrer Verteilung erhalten oder wieder hergestellt werden.

Diese Struktur tritt uns hauptsächlich als Membran oder Film entgegen. Beide besitzen Sperreigenschaften gegenüber gelösten Stoffen. Auch die immer vorhandene Permeation von Wasser vollzieht sich mit außerordentlich kleiner Geschwindigkeit im Vergleich zu seiner Bewegung im osmotischen Gefälle ohne Membran. Sie ist notwendigerweise verknüpft mit dem Sperr- oder Pumpmechanismus, der schon an den gelösten niedrigmolekularen Stoffen angreift und seine Wirkung nur über ein eng strukturiertes System von Molekeln, Poren oder einfach strukturfixierten Ladungen entfalten kann.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte nun die Stoffverteilung rein passiv durch die Permeabilitätseigenschaften der Zellmembran bedingt sein. Die immer wieder beobachtete Semipermeabilität scheint auch tatsächlich ein besonders einfaches Verhalten zu enthüllen. Aber auch ihre Aufrechterhaltung ist zum Teil eine dynamische Erscheinung. Zunächst ist jedoch die Notwendigkeit der Semipermeabilität zu begründen.

Diese ergibt sich aus der Tatsache, daß in der Zelle gegenüber außen ein erheblicher Überschuß an dissoziierten hochmolekularen, also namentlich Proteinsalzen vorliegt. Sie werden in der Zelle festgehalten und würden bei freier Durchgängigkeit für die ein-

fachen Salze ein vollständiges DONNAN-Gleichgewicht ihrer Ionen bedingen. In ihm aber ist die Summe der diffusiblen Ionen innen größer als außen, d.h. es herrscht ein kristalloidosmotischer Überdruck auf seiten der Zelle. Sie muß osmotisch Wasser aufnehmen, schwellen, und sich so weit verdünnen, daß die Ursache der Schwellung, die hohe Proteinionenkonzentration, sich nicht mehr auswirkt. Die Zelle wäre instabil, da mit dem Wasser auch Salz in ihren Raum übertritt. Ist aber wie im Falle der Semipermeabilität ein Salzübertritt nicht möglich, dann wird das Wasser sich leicht bis zum osmotischen Gleichgewicht verteilen: die Zelle ist stabil.

Die Verhinderung des Salzübertritts geschieht bei den roten Zellen dadurch, daß ein Partner, nämlich die Kationen, nicht, oder besser gesagt, praktisch nicht getauscht werden kann. Daß die Anionen es bis zur Erreichung des Ionengleichgewichtes tun, ist bekannt und physiologisch wichtig.

Für die Körperzellen haben wir lange Zeit angenommen, daß die Anionen Cl und Phosphat nicht passieren, dafür aber die Kationen H^+ und K^+, nicht jedoch Na. Wir [*12*] haben uns überzeugt, daß diese Hypothese der selektiven Kationenpermeabilität durch die CONWAYsche Vorstellung ersetzt werden muß [*13*]. Nach ihr permeieren auch Chloride. Dann aber muß sich für KCl ein echtes DONNAN-*Gleichgewicht* einstellen, denn beide Ionen passieren nun die Membran:

$$K_i^+ \cdot Cl_i^- = K_a^+ \cdot Cl_a^-. \qquad (3)$$

Das Chlorid muß sich dementsprechend umgekehrt wie das K auf Muskelfaser und Gewebsflüssigkeit verteilen. Innen ist konzentrationsgemäß 50mal mehr K als außen und außen etwa 50mal mehr Cl als innen vorhanden!

Ist nun aber tatsächlich ein echtes DONNAN-Gleichgewicht gegeben, dann dürfte nach den soeben abgeleiteten Grundsätzen die Zelle nicht stabil sein. Wie wird sie dennoch aufrechterhalten? Dem Schema (Fig. 3) ist zu entnehmen, daß das Kation Na^+ nicht von außen nach innen geht, umgekehrt aber das Anion Phosphat im Innern festgehalten wird. Beide verhalten sich also wie indiffusible Kolloidionen an einer Dialysiermembran, denen K^+ bzw. Cl^- als diffusible gegenüber stehen. Für sich alleine betrachtet, müßte die Außenlösung ein DONNAN-Gleichgewicht veranlassen, welches Wasser von innen nach außen zieht, ebenso Cl, aber K abstößt. Das Umgekehrte bewirken die Phosphate der Innenseite, sie ziehen K als Gegenion an und Wasser, lassen aber Cl draußen. So kann sich also für Cl und K ein DONNAN-Gleichgewicht und für Wasser ein osmotisches einstellen. Es handelt sich also um zwei in entgegengesetzter Richtung Wasser anziehende DONNAN-Systeme.

Diese Anordnung bewahrt die Zellstabilität. Und doch sind alle jene Vorstellungen nur schematisierende Approximationen. Schon die Grundeigenschaft der roten Zellen, Na nicht herein zu lassen, ist nicht eine rein statische Erscheinung. Denn die Impermeabilität ist nicht absolut. Es ist nämlich nicht zu verhindern, daß die geschwindesten Na-Ionen diejenige kinetische Energie besitzen, welche benötigt wird, um die abstoßende Potentialbarriere zu überwinden. Sie liegt an den für den Übertritt entscheidenden engsten Stellen des Ladungsgewebes und verhindert das Durchtreten der größeren, d.h. stärker hydratisierten Kationen. Also hemmt sie das Na mehr und zwar entscheidend mehr als das K. Dieses kann daher im Gegentausch gegen Na leicht aus- und eintreten. Während aber die Austauschvorgänge an den Anionen sich in Bruchteilen von $^1/_{10}$ sec vollziehen, benötigen die Kationen dazu viele Stunden.

Wenn sich nun trotzdem in vivo die Kationen an der Blutzellmembran keineswegs ausgleichen, sondern ihre Konzentrationen dauernd im Ungleichgewicht erhalten, dann zeigt sich darin eine aktive, durch den Stoffwechsel gespeiste Zelleistung. Lähmt man diese Energielieferung, z.B. wie es HARRIS [*14*] tat, durch Kälte, dann wird der Übertritt von Na nicht wirkungsvoll verhindert. Es tauscht sich gegen K aus, welches aus den Zellen herauskommt. Da die Bewegungen entsprechend dem Konzentrationsgefälle erfolgen, bedeuten sie eine Verminderung der Ungleichgewichte. Wir haben durch Vergiftung mit Resorcin das K von 400 auf 150 mg-% sinken gesehen, wobei Na annähernd im Gegentausch aus der Ringerlösung eintrat. Nach Fortwaschen der Resorcin-haltigen Ringerlösung nehmen die Blutzellen nun in etwa 12 bis 20 Std wieder fast alles K auf bzw. werfen das Na heraus, beides gegen das Konzentrationsgefälle und beides nur in Gegenwart von Glukose und Phosphat bei Körpertemperatur (Tabelle 3).

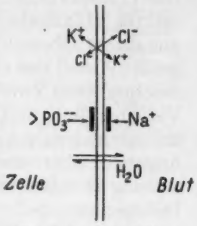


Fig. 3. Ionenverteilung in Anlehnung an CONWAY.

Tabelle 3. *Kationenbewegung bei menschlichen Erythrozyten.* (KÜSEL und NETTER.)

Zusatz auf 900 mg-%	pH	Na		K		Na+K	
		Gehalt	Änderung	Gehalt	Änderung		
—	—	74,9	—	52,6	—	127,5	Ausgangswert
Glukose	7,4	24,3	−50,6	95,7	+43,1	120	nach 20 Uhr im Plasma bei 37°
Glukose	7,0	27,1	−47,8	88,3	+35,7	115,4	
Fruktose	7,4	21,9	−53,0	95,8	+43,2	117,7	
—	7,4	43,2	−31,7	86,2	+33,6	129,4	

Ausgangswert nach 5 Tagen in isotonischem NaCl + 0,01 mol Resorcin bei 4°. Nach Waschen in Zitratplasma mit Zucker und Phosphatzusatz. Angaben in mMol/Liter Blutzellen.

In diesen Versuchen kann die Demonstration eines wichtigen Teilvorganges bei der Aufrechterhaltung oder Wiederherstellung der zellulären Ungleichgewichte gesehen werden. Er sei nach zwei Richtungen besprochen.

Zunächst in quantitativ energetischem Zusammenhang. Allerdings nur in erster Annäherung kann man mit einem äquivalenten K-Na-Tausch rechnen. Bei der aktiven Beförderung werden beide Ionen gegen annähernd das gleiche Konzentrationsgefälle bewegt. Es wird also die doppelte Arbeit im Vergleich zu dem Transport eines Ions aufgeboten werden müssen. Um den Energiebedarf zur Aufrechterhaltung des Ungleichgewichtes zu errechnen, muß die Größe der in der Zeiteinheit gegen das Gefälle beförderten Ionenmenge bekannt sein. PONDER [*15*] gibt folgende Zahlen. Bei 37° können die Zellen maximal 7%, bei 4° 0,6% ihres Ausgangskaliumwertes pro Stunde anhäufen. Das sind 0,6 mMol pro Liter Blutzellen und Stunde. Der Quotient der Konzentrationen, zwischen denen die Ionenbewegung unter normalen Bedingungen ständig stattfindet, liegt in der Größenordnung von

1/30. Die Arbeit pro Mol ist dann: $A = RT \cdot \ln 30 = 1{,}986 \cdot 310 \cdot 3{,}41 = 2100$ cal bzw. 1880 cal bei 4°. Unter Verwendung der Zahlen für die tatsächlich getauschten Mengen ergibt sich:

bei 37° 29,4 cal pro Stunde und Liter Blutzellen,
bei 4° 2,3 cal pro Stunde und Liter Blutzellen.

Das sind für die 2,5 Liter Blutzellen des Körpers 2 kcal pro Tag, wenn man den Wert für 37° zugrunde legt, bzw. 0,8 kcal pro Liter Zellen im Tag. Der Grundumsatz pro Kilogramm Körpergewebe ist im Durchschnitt etwa 30fach höher. Im allgemeinen wird nun schon der Gesamtumsatz der roten Zellen als noch kleiner angesehen, als sich hier aus dem Energiebedarf zur Aufrechterhaltung der Ionenverteilung ergibt. Jedoch sind die Angaben darüber so schwankend, daß nur Parallelversuche von Kalorienumsatz und Akkumulationsleistung weiter führen würden. Wenn auch die Transportleistung in der Ruhe nur $^1/_4$ des eingesetzten Maximalwertes betragen mag, so geht doch aus dieser Überschlagsrechnung hervor, daß ein sehr großer Anteil des Gesamtumsatzes der Zellen zu dem beschriebenen Zweck eingesetzt werden muß. Daß die Vorbehandlung mit Resorcin den Transportmechanismus nicht geschädigt hat, zeigt ein Vergleich mit den Angaben über die normale stündliche Transportleistung in mMol pro Liter Blutzellen. Sie wird nach Isotopenaustauschversuchen zu etwa 1,5 mMol/L/h angegeben [*16*]. Wir fanden zwischen 2 und 3 mMol für beide Ionenarten und gelegentlich noch etwas höhere Zahlen. Es ist selbstverständlich, daß die Energie nach Leistung der Konzentrierungsarbeit als Wärme verloren gehen muß. Es ist aber nach allem wahrscheinlich, daß der Nutzeffekt dieses entscheidenden Vorganges nicht sehr klein ist.

Die Beachtung, welche er verdient, ist nun deswegen so groß, weil er bei allen Zellen in gleicher oder ähnlicher Art zu erwarten ist. Besonders aber tritt er im Zusammenhang mit der Erregung in sein Recht. Wir haben schon vor längerer Zeit gefunden, daß bei ermüdender Reizung der Muskulatur (MOND und NETTER [*17*]) Na in die Faser übertritt. Man nimmt heute allgemein an, daß der Erregungsprozeß obligat zu einer Verminderung der Ungleichgewichte zwischen Zellinnerem und außen führt, und daß ein wesentlicher Indikator dieses Geschehens das Eintreten des Na ist. FENN [*18*] und nach ihm viele andere sahen dann, daß dabei ein Tausch gegen K stattfindet, welches herauskommt. Nach dem Schema von CONWAY muß aber nun auch mit dem Na eine Salzbewegung in das Innere vor sich gehen, d.h. es muß mehr Na hineingelangen, als Kalium herauskommt. Und der Überschuß des Na muß mit Cl wandern. Entsprechendes ist von der HODGKIN- und der NACHMANNSOHN-Schule gesehen worden, jedenfalls soweit es die Differenz zwischen Na und K betrifft ([*19*] und Tabelle 4).

In dem Moment nun, in dem die Zelle für Na offen ist, ist nur noch ein einseitig nach innen Wasser anziehendes DONNAN-System vorhanden, ein Wassergleichgewicht ist nicht mehr gegeben.

Tabelle 4. *Na-K-Wechsel bei Reizung eines großen Cephalopoden-Nerven pro cm² Nervenoberfläche und pro Impuls.*

I	II
Na-Eintritt $3{,}8 \cdot 10^{-12}$	$4{,}3 \cdot 10^{-12}$ Mol
K-Austritt $3{,}2 \cdot 10^{-12}$	$2 \cdot 10^{-12}$ Mol

I nach HODGKIN (KEYNES + LEWIS); II nach NACHMANSOHN.

Die Wiederherstellung der Gleichgewichte geht während der Erholung vor sich. Zunächst wird die bisher nicht in ihrem Wesen geklärte bevorzugte Durchlässigkeitssteigerung für Na schon in der Zeit während des Aktionsstromabfalls aufgehoben. Zweitens aber erfordert die erneute Herstellung der Ruhegleichgewichte eine zusätzliche Herausbeförderung des hineingelangten Natriums. Sie muß dieser ganzen Darstellung entsprechend aktiv sein, denn sie muß ja nicht nur entgegen dem Konzentrationsgefälle erfolgen. Sie geht auch entgegen dem durch die Kaliumverteilung diktierten Potentialgefälle vor sich. Denn nach ihm ist das Innere negativ. USSING [*20*] hat gezeigt, daß die aktive Na-Bewegung an der Froschhaut unabhängig vom Potentialgradienten vonstatten geht. Es war ihm möglich, unter Verwendung von „tracern" den Einstrom und den Ausstrom des Na voneinander zu trennen, während die gewöhnlichen Versuche ja nur die Summe beider Teilvorgänge ergeben. Dabei zeigte sich, daß nur der Einstrom aktiv ist, d.h. sich unabhängig vom Membranpotential vollzieht. Damit wurde zunächst die KROGHsche Vermutung bestätigt, daß die Beförderung des Na durch die Froschhaut ein aktiver Prozeß ist. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß hier ein allgemein benutzter Mechanismus vorliegt, der uns zwar trotz einiger Hypothesen (vgl. CONWAYs Redoxpumpe [*21*]) noch unbekannt ist, der sich aber vor allem auch während der Restitution nach einem Erregungsprozeß vollziehen dürfte. Wir glauben auch, daß er mit dem Vorgang wesensverwandt ist, welcher am Erythrozyten die Wiederherstellung der Ionenverteilung z.B. nach der Vergiftung mit Resorcin bewirkt.

Daß aber dieses Geschehen bei der Energiebilanz zellulärer Leistungen durchaus zu berücksichtigen ist, geht schon aus dem oben Abgeleiteten hervor. Als erster und besonders eindringlich hat FLECKENSTEIN [*22*] darauf hingewiesen. Er hat zur Berechnung der Ionenkonzentrierungsarbeit eine Angabe von VERZÁR [*23*] verwertet, welche die Größe des Na-K-Wechsels mit der geleisteten Muskelarbeit in Beziehung setzt. Der berechnete Arbeitsbedarf für die Restitution der Ionenverteilung liegt danach bemerkenswerterweise in der Größenordnung der geleisteten Muskelarbeit. Sie ihrerseits macht nun auch wiederum nur $^1/_5$ bis kaum $^1/_3$ des gesamten Energieumsatzes im Muskel bei der Arbeit aus. Die zur Restitution der Ionenverteilung geforderte Arbeit wird, wie schon weiter oben betont wurde, als Wärme abgegeben. Es ist danach sicher, daß ein großer Teil der bisher als Verlustwärme angesehenen Energieanteile vorher Arbeit zur Wiederherstellung des erregungsbereiten Zellzustandes geleistet hat.

Es ist wahrscheinlich, daß die VERZÁRsche Standardzahl nicht oft in der von ihm angegebenen Höhe gefunden wird. Grundsätzlich aber besteht keine Möglichkeit, die energetische Überlegung zu umgehen, welche einen entscheidenden Anteil des Energieumsatzes während der Erholung für die Restitution der normalen Ionenverteilung fordert. Auch für die Nerven kommt FLECKENSTEIN bei einer inzwischen erschienenen Berechnung der oben angegebenen Daten zu dem gleichen Resultat, daß der oxydative Betriebsstoffwechsel die dauernde Regeneration des Membran-

potentials unter selektiver K^+-Akkumulation zu vollziehen hat [24].

Diese Forderung wurde bei der Aufstellung der Wärmebilanzen im Muskelzyklus bisher nicht entsprechend berücksichtigt. Sie bezieht sich auch nur auf den Erregungsvorgang und unserer Auffassung nach nicht auf die Energieumsetzung beim eigentlichen Kontraktionsprozeß. Die Ionenaustauschprozesse wären also nicht als Quelle der mechanischen Arbeit zu betrachten.

Da der überwiegende Teil der sog. Verlustwärme bei der Muskeltätigkeit aus dem aeroben Stoffwechsel stammen muß, könnte man vermuten, daß hier auch die Energie eingesetzt wird, welche bei der Durchschreitung des Cytochrom-Atmungsfermentsystems frei wird, vielleicht sogar der oben diskutierte irreversible Anteil der Oxydation des Atmungsfermentes.

Es liegt in der Natur der hier durchgeführten Betrachtungsweise, daß auf die Mechanismen der nach energetischen Gesichtspunkten gewerteten Einzelprozesse nicht eingegangen wurde. Es war auch nicht möglich, energetische Detailfragen, wie sie etwa bei der Nierentätigkeit und der Sekretion entgegentreten, abzuhandeln. Dennoch erschien es mir notwendig, ein schon von manchen Pionieren aufgeklärtes Land einer zusammenfassenden Durchteilung zum Zwecke weiterer Kolonisierung zu unterwerfen, damit ihre Eroberer nicht nur, um mit T. S. ELIOT zu sprechen, am Ende ihres Forschens dahin gelangen, von wo sie ausgingen, nämlich diesem Ort zum erstenmal recht zu erkennen.

Literatur.

[1] KUHN, W.: Ergebn. Enzymforsch. 5, 1 (1936). — [2] BERTALANFFY, L. v.: Theoretische Biologie, Bd. II, S. 33. Berlin 1942. — [3] OPITZ, E., u. M. SCHNEIDER: Ergebn. Physiol. 46, 125 (1950). — [4] LYNEN, F.: (a) Naturwiss. 30, 398 (1942). — (b) LYNEN, F., u. H. HOLZER: Liebigs Ann. Chem. 563, 213 (1949). — [5] FELIX, K.: Physiologische Chemie. Heidelberg 1951. — [6] NETTER, H.: Biologische Physikochemie. Potsdam 1951. — [7] WARBURG, O.: Z. Naturforsch. 6b, 285 (1951). — [8] SLATER, W.: Zit. aus Enzymes ... herausgeg. von JOHN T. EDSALL, S. 35. Cambridge Mass. 1951. — [9] LUNDSGAARD, E.: Biochem. Z. 233, 322 (1931). — [10] SCHULZ, G. V.: Naturwiss. 37, 196, 223 (1950). — Z. Elektrochem. 55, 569 (1951). — [11] LANG, K.: Mikroskopische und Chemische Organisation der Zelle, S. 34. (2. Mosbacher Kolloquium.) Berlin: Springer 1952. — [12] NETTER, H., u. H. KÖSEL: Naturwiss. 39, 239 (1952). — [13] BOYLE, P. J., and E. J. CONWAY: J. Physiology 100, 1 (1941). — [14] HARRIS, J. E.: J. of Biol. Chem. 141, 579 (1941). — [15] PONDER, E.: J. Gen. Physiol. 32, 461 (1949). — [16] PONDER, E.: J. Gen. Physiol. 33, 745 (1950). — RAKER, J. W., J. M. TAYLOR, J. M. WELLER and A. B. HASTINGS: J. Gen. Physiol. 33, 691 (1950). — PONDER, E.: J. Gen. Physiol. 34, 359 (1951). — SHEPPARD, C. W., W. R. MARTIN and G. BEYL: J. Gen. Physiol. 34, 411 (1951). — [17] MOND, R., u. H. NETTER: Pflügers Arch. 230, 42 (1932). — [18] FENN, W. O.: Physiologic. Rev. 16, 450 (1936). — [19] KEYNES, R. D., u. P. R. LEWIS: Abstr. Internat. Physiol.-Kongr., Kopenhagen 1950, S. 298. — NACHMANSOHN: Abstr. Internat. Physiol.-Kongr., Kopenhagen 1950, S. 371. — [20] USSING, H. H.: Z. Elektrochem. 55, 470 (1951). — [21] CONWAY, E. J.: Science (Lancaster, Pa.) 113, 270 (1951). — [22] FLECKENSTEIN, A.: Pflügers Arch. 246, 411 (1942); 250, 643 (1948). — [23] VERZÀR, F.: Helvet. med. Acta 7, 85 (1941). — [24] FLECKENSTEIN, A.: Pflügers Arch. 253, 321 (1951).

Institut für physiologische Chemie, Kiel.

Eingegangen am 14. Mai 1952.

Kurze Originalmitteilungen.

Für die Kurzen Originalmitteilungen sind ausschließlich die Verfasser verantwortlich.

Energieverteilung von Glühelektronen aus Elektronenstrahlerzeugern.

Bisher galt als *selbstverständliche* Annahme, daß Glühelektronen aus Elektronenstrahlerzeugern (z. B. von Oszillographenröhren, Elektronenmikroskopen, Röntgenröhren usw.) eine der Kathodentemperatur entsprechende MAXWELLsche Energieverteilung besitzen. Die experimentelle Untersuchung zeigt jedoch, daß diese Hypothese nicht aufrechterhalten werden kann.

Die Messung der Energieverteilung erfolgte mit einer weiterentwickelten Gegenfeldmethode. Bei Elektronenstrahlen von 30 ekV konnte ein Auflösungsvermögen bis zu 0,02 eV erzielt werden.

Die Energieverteilungen wurden vor allem hinsichtlich ihrer Breite und gegenseitigen Lage ausgewertet. Als Maß für die Breite wurde derjenige kleinste Energiebereich u_x definiert, der x% aller Elektronen der Energieverteilung enthält. Für x% wurde der Wert $(1-1/e)\cdot 100\% = 63\%$ gewählt. Für eine MAXWELL-Verteilung ergibt sich aus dieser Breite ($u_{63\%}$ gemessen in Elektronenvolt) die Kathodentemperatur $T = 5800 \cdot u_{63\%}$ °K. Für von der MAXWELLschen abweichende Energieverteilungen stellt diese Gleichung die Definition einer Rechentemperatur ($T_{63\%}$) dar. Die „wahren" Kathodentemperaturen lagen im allgemeinen unter 3000° K.

Untersucht wurden unter anderem die bekannten Haarnadelkathoden[1],[2],[3]. Sie bestehen[2] aus der Glühkathode, einem haarnadelförmig gebogenen, direkt geheizten Wolframdraht, umgeben von der Steuerelektrode auf negativem (Steuer)-Potential gegenüber der Kathode. Der austretende Elektronenstrahl wird von der Anode auf 20 bis 60 ekV beschleunigt. Das Steuerpotential wurde automatisch durch den Spannungsabfall des Kathodenstromes an einem (Steuer-) Widerstand ($10^7\,\Omega$) zwischen Hochspannungsquelle und Kathode erzeugt. Die Messung erfolgte in 20 bis 40 cm Abstand von dem Elektronenstrahler.

Eine elektronenoptische *Abbildung* der Kathodenspitze[3] in der Beobachtungsebene tritt bei geringen Heizströmen, also geringer Kathodentemperatur und geringer Elektronenemission ein. Erwartungsgemäß stimmt die Energieverteilung in der Bildmitte mit der „MAXWELL"-Verteilung überein. Hierdurch wird die Zuverlässigkeit der Meßmethode bestätigt.

Im *normalen* Betrieb wird die Temperatur der Kathode so weit erhöht, bis die Elektronenstromdichte auf der Strahlachse einen Grenzwert erreicht und von weiterer Temperaturerhöhung (fast) unabhängig wird. Eine Abbildung der Kathode kommt unter diesen Umständen nicht zustande. Die Energieverteilung auf der *Achse* eines derartigen Elektronenstrahls weicht deutlich von einer MAXWELL-Verteilung ab. Der Anteil der Elektronen geringer Energie und die Breite der Energieverteilung werden vergrößert. Gemessen wurde für ein spezielles Strahlsystem[2] die Breite $u_{63\%} = 0{,}9$ eV ($T_{63\%} = 5200°$ K).

Mit wachsendem *Abstand* von der Strahlachse wird die Energieverteilung zu größeren Energien verschoben. Ihre Breite nimmt ab.

Durch weitere Erhöhung der *Kathodentemperatur* tritt eine Parallelverschiebung der Energieverteilung zu größeren Energien ein, ohne daß der Charakter der Verteilung geändert wird.

Durch Erniedrigung des Betrages der *Steuerspannung* steigt die Stromstärke des Elektronenstrahls, die Energieverteilung wird verbreitert, und der Anteil der Elektronen geringer Energie wächst.

Wird der Elektronenstrahl mit einer zusätzlichen *magnetischen Linse fokussiert* (wie z. B. mit der Abbildungsoptik in Elektronenoszillographen oder mit dem Kondensor im Elektronenmikroskop), so macht sich ebenfalls eine Verbreiterung der Energieverteilung bemerkbar. Es wurden Breiten bis zu $u_{63\%} = 1{,}9$ eV gemessen ($T_{63\%} = 11000°$ K). Hierbei werden geringere Elektronenenergien beobachtet, als ohne Linse im Strahl vorhanden sind. Durch die Fokussierung treten also Energieverluste ein.

Hierdurch wird die *Deutung* nahegelegt, daß die Abweichungen von der MAXWELL-Verteilung, vor allem bei den geringen Elektronenenergien, auf dynamische Wechselwirkungsvorgänge zurückzuführen sind, die z. B. das wirksame

Prinzip in Elektronenwellenröhren[4]) darstellen. Die Verschiebung der Energieverteilung zu größeren Energien (z.B. bei der Temperaturerhöhung) ist dagegen eine Wirkung von Potentialschwellen, die durch das Steuerpotential und durch Raumladungen verursacht sein können.

Praktische Bedeutung besitzt die anomale Breite der Energieverteilung unter anderem für das Auflösungsvermögen der erwähnten Elektronengeräte infolge der chromatischen Aberration der Elektronenlinsen.

Braunschweig, Physikalisch-Technische Bundesanstalt.

H. Boersch.

Eingegangen am 2. April 1953.

[1]) Vgl. z.B. Schwartz, E., H. Strübig u. H. W. Paehr: Z. Fernseh AG. 1, 5 (1938). — Dosse, J.: Z. Physik 115, 330 (1940). — Hillier, J., u. R. F. Baker: J. Appl. Physics 16, 469 (1945). — Borries, B. v.: Optik 3, 32, 389 (1948). — Haine, M. F., u. P. A. Einstein: Brit. J. Appl. Phys. 3, 40 (1952).

[2]) Boersch, H.: Z. Physik 130, 517 (1951).

[3]) Boersch, H.: Z. techn. Physik 20, 346 (1939).

[4]) Haeff, A. V.: Proc. I. R. E. 37, 4 (1949). — Pierce, J. R., u. W. B. Hebenstreit: Bell System Techn. J. 28, 33 (1949).

Zur Isotopieverschiebung in den Resonanzlinien des Ytterbiums.

Im Jahre 1938 haben Schüler, Roig und Korsching[1]) erstmalig die Hyperfeinstruktur der Triplettresonanzlinie ($6s^2\,{}^1S_0 - 6s\,6p\,{}^3P_1$, $\lambda = 5556$ Å) des Ytterbiums angegeben und daraus — unter Berücksichtigung der Kernmomentaufspaltung des oberen Zustandes — die Isotopieverschiebungen dieser Linie berechnet. Diese Berechnung erfolgte unter der damals, nach den ersten Astonschen Messungen[2]), naheliegenden Voraussetzung, daß kein Yb-Isotop 170 existierte. Nach den neueren Angaben von Leland[3]) existiert jedoch das Yb 170 in einer Häufigkeit, die durchaus vergleichbar ist mit den Komponenten der aufspaltenden ungeraden Isotope. Wir haben im Hinblick darauf neue Aufnahmen und Auswertungen durchgeführt.

In Fig. 1 ist die Deutung des Hyperfeinstrukturbildes von $\lambda = 5556$ Å angegeben. Die mit $-43{,}4$ bezeichnete Linie muß

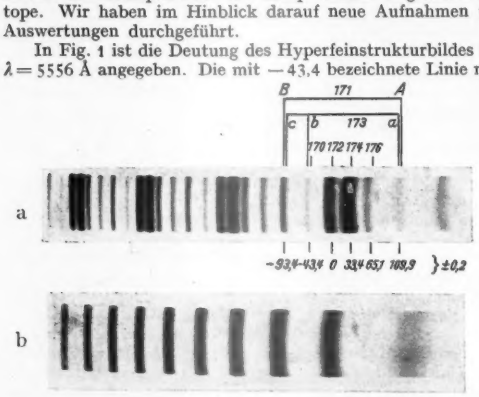


Fig. 1a u. b. a) Pérot-Fabry-Aufnahme von $\lambda = 5556$ Å mit 20 mm Etalon (Abstände in 10^{-3} cm^{-1}). b) Desgleichen von $\lambda = 3988$ Å mit 36 mm Etalon.

nach der neueren Auffassung das Yb 170 und die Komponente b des Yb 173 enthalten, wenn man eine ungefähre Äquidistanz der geradzahligen Isotopen annimmt. Diese wird zwar bisweilen stark durchbrochen[4]), doch wäre in unserem Fall eine Lage des Yb 170 bei der Komponente 172 oder $(B + c)$ zu unwahrscheinlich. Eine Bestätigung der obigen Deutung fanden wir durch registrier-photometrische Bestimmung des Intensitätsverhältnisses $(170 + b) : (B + c)$. Unter Benutzung der von Leland angegebenen Isotopenhäufigkeiten und der bekannten Intensitätsregeln in Kernmomentaufspaltungen sollte gelten nach der früheren Auffassung: $b : (B + c) = 0{,}41$, nach der neueren: $(170 + b) : (B + c) = 0{,}64$. Gemessen wurde von uns: $0{,}62 \pm 0{,}04$.

Aus den in Fig. 1a angegebenen Abstandswerten wurden nun die genauen Lagen der Komponenten A, B und a, b, c und damit die Schwerpunkte von Yb 171 und 173 und die Lage von Yb 170 berechnet, wobei wir nach Schüler und Mitarbeitern die Werte $AB = 197$, $ab = 160$ und $ac = 212$ benutzten, denen mangels diesbezüglicher Angaben ein mittlerer Fehler von ± 1 zugeschrieben wurde. (Alle Angaben in 10^{-3} cm^{-1}.) Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die vielfach beobachtete Erscheinung, daß die ungeraden Isotopen in Richtung auf das nächst leichtere Isotop verschoben sind, tritt auch hier auf.

Tabelle 1. *Isotopenlagen in der Yb-Resonanzlinie* $\lambda = 5556$ Å.

Yb	170	171	172	173	174	176
Abstände in 10^{-3} cm^{-1}	$-36{,}0$ $\pm 2{,}7$	$-25{,}3$ ± 1	0 $\pm 0{,}2$	$+12{,}0$ $\pm 1{,}2$	$+33{,}4$ $\pm 0{,}2$	$+65{,}1$ $\pm 0{,}2$
Relative Isotopenlagen [(172—174) = 1 gesetzt]	$-1{,}08$ $\pm 0{,}08$	$-0{,}76$ $\pm 0{,}03$	0 —	0,36 $\pm 0{,}04$	1 —	1,95 $\pm 0{,}02$

Schreibt man die beobachtete Isotopieverschiebung vorwiegend dem Grundzustand ${}^1S_0$ (als $6s^2$-Konfiguration) zu, so wäre zu erwarten, daß auch die Singulett-Resonanzlinie $\lambda = 3988$ Å ($6s^2\,{}^1S_0 - 6s\,6p\,{}^1P_1$) ein ähnliches Aufspaltungsbild zeigt wie $\lambda = 5556$ Å. Eine Aufnahme (Fig. 1b) zeigt zwar auf den ersten Blick keine Andeutung einer Struktur[5]); eine kritische Abschätzung läßt jedoch die Möglichkeit einer merklichen Isotopieverschiebung offen. Es ist nämlich zu erwarten, daß die Aufspaltungsfaktoren des ${}^1P_1$-Zustandes wesentlich geringer sind als beim ${}^3P_1$-Zustand und schon deshalb die Gesamtstruktur erheblich zusammengedrängt sein muß. Nach der Theorie von Breit und Wills[6]) und dem Vorgang von Schüler[1]) wurden die Aufspaltungsfaktoren berechnet zu $A_{171}({}^1P_1) = -11{,}1$ und $A_{173}({}^1P_1) = +3{,}1$ bzw. $\Delta\nu_{171} = -16{,}6$ und $\Delta\nu_{173} = +18{,}6$.

Zur Abschätzung der Isotopieverschiebung wurde einerseits die Linie $\lambda = 3988$ Å photometriert, entzerrt und auf Intensitäten umgezeichnet, andererseits rechnerisch rekonstruiert unter Zugrundelegung der obengenannten Aufspaltungsfaktoren, derselben relativen Isotopenlage wie bei $\lambda = 5556$ Å und eines erwartungsgemäß geringen Reflexionsvermögens der Silberverspiegelung[7]). Ein Vergleich der gemessenen und der rekonstruierten Intensitätsverteilung ergab sodann für die Isotopieverschiebung in der Linie $\lambda = 3988$ Å einen Wert $\Delta\nu(170-176) < 55$, gegenüber 101 bei $\lambda = 5556$ Å. Für den Zustand ${}^1P_1$ bedeutet dies — bezogen auf ${}^3P_1$ — eine Verschiebung in den Termen von $\Delta\nu(176-170) \geq 46$. Diese Werte sind als vorläufige Abschätzungen zu betrachten und sollen durch weitere Untersuchungen genauer festgelegt werden.

Den Herren Dr. Brix und Professor Kopfermann, Göttingen, danken wir für die Anregung zu dieser Arbeit und der „Gesellschaft der Freunde der TU Berlin" für die Mittel zur Beschaffung der Interferometer-Quarzplatten.

Physikalisches Institut der Technischen Universität Berlin-Charlottenburg.

K. Krebs und H. Nelkowski.

Eingegangen am 26. März 1953.

[1]) Schüler, H., J. Roig u. H. Korsching: Z. Physik 111, 165, 386 (1938).

[2]) Aston, F. W.: Proc. Roy. Soc. [London] A 146, 46 (1934).

[3]) Leland, W. T.: Physic. Rev. 77, 634 (1950). Siehe auch Landolt-Börnstein, Bd. 1, Teil 5.

[4]) Siehe dazu Brix, P., u. H. Kopfermann: Naturwiss. 35, 189 (1948) und Z. Physik 126, 344 (1949).

[5]) Durch eine Reihe stärker belichteter Aufnahmen, bei denen der Untergrund zwischen den Ordnungen bereits merklich geschwärzt war, wurde dies zweifelsfrei sichergestellt.

[6]) Breit, G., u. L. A. Wills: Physic. Rev. 44, 470 (1933). Siehe auch H. Kopfermann, Kernmomente.

[7]) Das Reflexionsvermögen wurde aus dem mit 0,45 mm Etalon bei 6489 Å und 5556 Å ermittelten Reflexionsvermögen von 90 bzw. 88,5% entsprechend den Untersuchungen von R. J. Bright, D. A. Jackson und H. Kuhn [Proc. Physic. Soc. A 62, 225 (1949)] zu ~63% bei 4000 Å abgeschätzt.

Das Bandenspektrum des Calciumoxyds in dem violetten und ultravioletten Gebiet.

Das Calciumoxyd hat ein außergewöhnlich linienreiches Bandenspektrum, vom ultravioletten weit in das infrarote Gebiet hineinreichend. Es sind verschiedene Versuche gemacht worden, das Spektrum sowohl hinsichtlich der Kernschwingungen als auch der Rotation zu analysieren. Die meisten dieser Analysen sind jedoch fehlerhaft. 1951 gelang es Hultin und mir[1]), eine Rotationsanalyse des infraroten Systems, zwischen 7300 und 9300 Å gelegen, zu machen. Der Übergang war ein ${}^1\Sigma - {}^1\Sigma$, in welchem in dem von uns untersuchten Gebiet der obere Zustand stark gestört, der untere jedoch ungestört war. 1932 veröffentlichte Mahanti[2]) Schwingungsanalysen eines blauen und eines ultravioletten Systems

Die gute Übereinstimmung der Kernschwingungsfrequenzen des unteren Zustandes seines ultravioletten Systems mit dem entsprechenden Zustand des infraroten Systems ließ vermuten, daß diese beiden Zustände identisch seien. Ob dieses jedoch mit Sicherheit zutrifft, kann erst nach Durchführung einer Rotationsanalyse festgestellt werden.

Das Spektrum des Calciumoxyds zwischen 3000 und 5000 Å wurde in der ersten Ordnung mit einem WOOD-Gitter mit 165000 Linien und einer Dispersion von etwa 1,25 Å/mm photographiert. Als Lichtquelle wurde ein Lichtbogen zwischen Calciumelektroden benutzt. Eine präliminare Rotationsanalyse der 0,2, 2,0 und 3,0 Banden bei 3657, 3347 und 3287 Å in MAHANTIS ultraviolettem System zeigt, daß diese Banden zu einem $^1\Sigma-^1\Sigma$-Übergang gehören. Dieses System und das infrarote System haben den unteren Zustand gemeinsam. Durch diese Analyse wird auch MAHANTIS Einordnung dieser Banden bestätigt.

In dem Gebiet zwischen 4000 und 5000 Å befindet sich mit Sicherheit wenigstens ein Bandensystem. BRODERSEN[3]) machte Rotationsanalysen von drei Banden in diesem Gebiet, welche er als 0,1, 0,2 und 0,3 Banden in einen $^1\Pi-^1\Sigma$-Übergang einordnete. Um seine Analyse zu prüfen, habe ich das 0,2 Band 4084 Å rotationsanalysiert. Die vorliegende Analyse zeigt, daß BRODERSENS Analyse, im allgemeinen betrachtet, richtig ist. Der Übergang ist ein $^1\Pi-^1\Sigma$, der den unteren Zustand gemeinsam mit dem infraroten und ultravioletten System besitzt. BRODERSEN hat jedoch eine fehlerhafte J-Numerierung vorgenommen; die Rotationsquantenzahlen müssen um eine Einheit erhöht werden. Die Analysen der ultravioletten und violetten Bandensysteme, welche hier $C\,^1\Sigma-X\,^1\Sigma$ und $B\,^1\Pi-X\,^1\Sigma$ genannt sind, haben folgende vorläufigen Werte für die Bandenkonstanten ergeben:

Konstanten des $C\,^1\Sigma$-Zustandes		*Konstanten des $B\,^1\Pi$-Zustandes*
$B_0 = 0{,}371\ \mathrm{cm}^{-1}$	$\omega_e = 560$	$B_0 = 0{,}385\ \mathrm{cm}^{-1}$
$B_2 = 0{,}365$	$\omega_e x_e = 3{,}8$	$T_0 = 25913$
$B_3 = 0{,}362$	$T_0 = 28772$	
$D_0 = 0{,}6 \cdot 10^{-6}$		

Das Ergebnis der Untersuchung des BX- und CX-Systems wird ausführlicher später im Arkiv för Fysik veröffentlicht werden. Hier kann jedoch bereits bemerkt werden, daß die Banden Störungen besitzen.

Physikalisches Institut der Universität Stockholm.

ALBIN LAGERQVIST.

Eingegangen am 30. März 1953.

[1]) HULTIN, M., u. A. LAGERQVIST: Ark. Fysik **2**, 471 (1951).
[2]) MAHANTI, P. C.: Physic. Rev. **42**, 609 (1932).
[3]) BRODERSEN, P. H.: Z. Physik **104**, 135 (1936).

Strukturuntersuchung der Legierungsphasen Cu_2Te, CuTe, Cu_3Sb, InTe, Bi_2Se_3, Pd_5Sb_3 und Pd_5Bi_3.

Die Phase Cu_2Te macht in Abhängigkeit von der Temperatur mehrere Umwandlungen durch. Insbesondere fanden G. WASSERMANN, H. J. WALLBAUM und O. KEYMLING[1]) einen konzentrationsabhängigen Wärmeeffekt, dessen höchster Punkt auf der Cu-reichen Seite der Phase bei 555° C liegt. Eine bei 640° C angefertigte Pulveraufnahme ergab eine kubisch-flächenzentrierte Translationsgruppe mit der Gitterkonstanten $a = 6{,}10 \pm 0{,}05$ kX und 12 Atomen in der Elementarzelle. Diese Hochtemperaturmodifikation gehört zu einer Strukturfamilie, zu deren Untersuchung P. RAHLFS eingehende Beiträge[2]) geliefert hat. Den Strukturen dieser Familie ist gemeinsam, daß die Anordnung der Anionen einer raum- oder flächenzentriert kubischen Translationsgruppe genügt, während die Kationen mehr oder weniger statistisch in diesem Gitter verteilt sind. Zur Beantwortung der Frage, wann ein raum- bzw. flächenzentriertes Anionengitter vorliegt, gab P. RAHLFS ein Radienkriterium an, wonach beim Quotienten $r_{\mathrm{Kation}}/r_{\mathrm{Anion}} < \sim 0{,}60$ (PAULINGsche Ionenradien) der flächenzentrierte Typ entsteht.

Die Phase CuTe, die von N. A. PUSCHIN [2a]) auf Grund von EMK-Messungen vermutet worden, aber bisher in das Zustandsdiagramm nicht übernommen worden ist, entsteht peritektisch bei etwa 375° C und besitzt nach Aussage von Einkristallaufnahmen folgende Struktur: Orthorhombische Translationsgruppe,

$a = 3{,}15,\ b = 4{,}07,\ c = 6{,}92\ (\pm 0{,}05\ \mathrm{kX});\ D_{2h}^{13}$-Pmmn;

2 Cu in 2 (b) $0, \frac{1}{2}, z_{\mathrm{Cu}};\ \frac{1}{2}, 0, \bar{z}_{\mathrm{Cu}}$ mit $z_{\mathrm{Cu}} = 0{,}46 \pm 0{,}02$;

2 Te in 2 (a) $0, 0, z_{\mathrm{Te}};\ \frac{1}{2}, \frac{1}{2}, \bar{z}_{\mathrm{Te}}$ mit $z_{\mathrm{Te}} = 0{,}22 \pm 0{,}01$.

Die Struktur ist mit dem Cu_3Sb(C38)-Typ[3]) von Cu_4Te_3[4]) verwandt und stellt eine stark verzerrte dichteste Tellurpackung dar, deren Tetraederlücken teilweise durch Kupferatome besetzt sind.

Für die Tiefmodifikation der Phase Cu_3Sb, deren Hochmodifikation[5]) mit einer A 1-Packung der Antimonatome zu der obengenannten RAHLFSschen Strukturfamilie gehört, gaben A. ÔSAWA und N. SHIBATA[6]) eine hexagonale Translationsgruppe an. Dilatometeraufnahmen zeigten, daß diese Phase bei etwa 375° C zerfällt. Hochtemperaturaufnahmen ergaben eine orthorhombisch verzerrte A 3-Unterstruktur mit der Gitterkonstanten $a = 2{,}78,\ b = 4{,}77,\ c = 4{,}38 \pm 0{,}02$ kX. Der Zusammenhang dieser Verzerrung mit dem Bandmodell der Elektronentheorie ist früher diskutiert worden[7]). Die Überstruktur wurde nicht untersucht.

Die Phase InTe ist vom B37-Typ[8]) mit $a = 8{,}42$ kX, $c = 7{,}12$ kX, $x = 0{,}19$. In der Zelle läßt sich ein lückenlos besetztes B 1-Gitter der Valenzelektronen [Ortskorrelation[9])] so angeben, daß die Atomlagenparameter und das Achsverhältnis der Verbindung verständlich werden.

Die Phase Bi_2Se_3 kristallisiert, wie Einkristallaufnahmen ergaben, isotyp zu Bi_2Te_2S[10]) und Bi_2Te_3[11]). Die Gitterkonstanten in hexagonal dreifach primitiver Aufstellung (15 Atome je Elementarzelle) lauten: $a = 4{,}14$ kX, $c = 28{,}59$ kX, $c/a = 6{,}91$. Die Struktur gehört zu der umfangreichen Strukturfamilie der trigonal gedehnten kubisch primitiven Atomanordnungen, die beispielsweise auch die Struktur des Arsens enthält[12]).

Die Phase Pd_5Sb_3[13]), die bei etwa 550° C zerfällt, hat gemäß Pulveraufnahmen bei 660° C die Struktur eines aufgefüllten NiAs(B8)-Typs mit $a = 4{,}44 \pm 0{,}05$ kX, $c/a = 1{,}31$.

Die Phase Pd_5Bi_3[14]) macht laut röntgenographischer Untersuchung eine Umwandlung im festen Zustand bei 400 bis 500° C durch. Die Hochtemperaturmodifikation ist vom aufgefüllten NiAs(B8)-Typ mit $a = 4{,}50 \pm 0{,}05$ kX, $c/a = 1{,}29$, die Tieftemperaturmodifikation ist eine niedriger symmetrische Abart davon.

Ausführliche Mitteilungen werden in der Zeitschrift für Metallkunde erscheinen.

Max-Planck-Institut für Metallforschung in Stuttgart.

K. SCHUBERT, K. ANDERKO, M. KLUGE, H. BEESKOW, M. ILSCHNER, E. DÖRRE und P. ESSLINGER.

Eingegangen am 4. April 1953.

[1]) Für diese Privatmitteilung danken wir den genannten Herren vielmals.

[2]) RAHLFS, P.: Z. physik. Chem., Abt. B **31**, 157 (1936).
[2a]) PUSCHIN, N. A.: Z. anorg. allg. Chem. **56**, 9 (1908).
[3]) ELANDER, M., G. HÄGG u. A. WESTGREN: Ark. Kem., Mineral., Geol., **12** B, Nr. 1 (1935); Strukturbericht (SB) **3**, 33, 288.
[4]) FORMAN, S. A., u. M. A. PEACOCK: Amer. Mineralogist **34**, 441 (1949).
[5]) HOFMANN, W.: Z. Metallkunde **33**, 373 (1941).
[6]) ÔSAWA, A., u. N. SHIBATA: Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. **28**, 1, 197 (1939); SB **7**, 207, 209.
[7]) SCHUBERT, K.: Z. Metallkunde **43**, 1 (1952).
[8]) KETELAAR, J. A. A., W. H. T'HART, M. MOEREL u. D. POLDER: Z. Kristallogr., Mineral., Petrogr., Abt. A **101**, 396 (1939); SB **7**, 6, 77.
[9]) SCHUBERT, K.: Z. Naturforsch. **5a**, 345 (1950); **8a**, 30 (1953).
[10]) HARKER, D.: Z. Kristallogr., Mineral., Petrogr., **89**, 175 (1934).
[11]) LANGE, P. W.: Naturwiss. **27**, 133 (1939).
[12]) SCHUBERT, K.: Z. Metallkunde **44**, 102 (1953).
[13]) GRIGORJEW, A. T.: Z. anorg. Chem. **209**, 308 (1932).
[14]) BURR, S. V., u. M. A. PEACOCK: Univ. Toronto Stud., Geol. Ser. **1942**, No 47, 19.

Zur Ortskorrelation der Außenelektronen in der Kristallchemie.

In früheren Mitteilungen[1]) war gezeigt worden, daß sich ein umfangreiches kristallchemisches Material besser verstehen läßt, wenn man die Ortskorrelation der Valenzelektronen (OKV) in den Kristallstrukturen in Betracht zieht. Es hatte sich gezeigt, daß man in einer größeren Zahl von Kristallstrukturen Elektronengitter annehmen kann, die gewissen Regeln genügen[2]). Ein Ortskorrelationsvorschlag stellt eine Annahme über den Bindungsmechanismus dar, und beruht auf der Annahme, daß eine bestimmte Konfiguration des Mehrelektronenproblems mit überwiegender Wahrscheinlichkeit auftritt. Es wurde bisher kaum beachtet, daß man solche Konfigurationen in gewissem Sinne oft direkt aus der Kristallstruktur einer Phase ablesen kann. Durch die Berücksichtigung der Ortskorrelation werden gerade diejenigen

Strukturen besser verständlich, die bisher nirgends richtig zugeordnet werden konnten, weil die zu ihrem Verständnis notwendigen Strukturargumente fehlten. Für den Fall der Molekeln wurden die Ortskorrelation betreffende theoretische Überlegungen von J. E. LENNARD-JONES angestellt[3]).

Weitere Versuche, die in Kristallgittern vorhandenen Ortskorrelationen aufzufinden, legten nun nahe, daß nicht immer die Valenzelektronen allein miteinander räumlich korreliert sind, sondern daß es Phasen gibt, bei denen auch Elektronen in die Ortskorrelation eintreten, die üblicherweise zu den äußeren Rumpfelektronen gezählt werden. Man kann in diesem Fall von einer Ortskorrelation der Außenelektronen sprechen (OKA). — Beispielsweise wurde gezeigt[2]),[4]), daß dem β-Mn etwa 1,5 Valenzelektronen zukommen, die in einer A1-OKV stehen, woraus die Atomlagen der A13-Struktur besser verständlich werden. Man könnte die Allotropie β Mn $\rightarrow \alpha$ Mn nun so erklären, daß die Valenzelektronen eine andere Ortskorrelation einnehmen. Näher liegt jedoch die Annahme, daß weitere Elektronen in die Ortskorrelation einbezogen werden. Da die $3d$-Elektronen im Mn-Rumpf im Mittel die niedrigste kinetische Energie haben, kann man fragen, ob die sieben $(3d^{5,5} + 4s^{1,5})$ Außenelektronen je Mn-Atom in der Mn-Struktur ein Ortskorrelationsgitter bilden. In der Tat zeigt die nähere Diskussion der Struktur, daß dies der Fall ist. Die so erhaltenen Ortskorrelationsvorschläge sind deshalb befriedigend, weil danach beim γ-Mn eine vollständig flüssige, beim β-Mn eine teilweise flüssige und teilweise kristalline und beim α-Mn eine vollständig kristalline Ortskorrelation der Außenelektronen vorliegt.

Die obigen Annahmen gestatten eine größere Anzahl weiterer Anwendungen. Beispielsweise sind beim $CuAl_2$ 11 Elektronen des Cu mit den 6 Elektronen der beiden Al zu einem B 1-Elektronengitter korreliert, wodurch eine Anzahl von besonderen Zügen der Struktur und Substanztabelle verständlich wird. Mit dieser Bemerkung ist der Zugang gegeben zur Einordnung einer Reihe komplizierter Strukturen, die besonders von A. J. BRADLEY eingehend studiert worden sind. Beispielsweise sind beim Co_2Al_5 die 9 Elektronen des Co laut Strukturtyp korreliert mit den 3 Elektronen je Al-Atom. Systeme wie z.B. das ternäre System Fe—Ni—Al haben ein phasenreiches Gebiet mit Strukturen, in welchen die d-Elektronen der T-Metalle eine gitterartige Ortskorrelation mit den Valenzelektronen der Al-Atome eingehen. Diese hier herrschende Bindungsart ist eng verwandt mit der der Durchdringungskomplexe. Zum Beispiel war früher[5]) auf eine merkwürdige Relation zwischen Valenzelektronenzahl und Packungsdichte hingewiesen worden, die später[1]) ihre Deutung durch die Erscheinung der Ortskorrelation fand. In dieser Relation mußte angenommen werden, daß beim K_2PtCl_6 das Pt-Atom 10 oder 18 Elektronen oberhalb des 4-Niveaus ins Elektronengas abgebe. Zweifelsohne war dies ein Fall der Ortskorrelation der Außenelektronen.

Die ausführliche Mitteilung erfolgt in der Zeitschrift für Metallkunde.

Stuttgart, Max-Planck-Institut für Metallforschung.

K. SCHUBERT.

Eingegangen am 4. April 1953.

[1]) SCHUBERT, K.: Z. Naturforsch. 5a, 345 (1950).
[2]) SCHUBERT, K.: Z. Naturforsch. 8a, 30 (1953).
[3]) LENNARD-JONES, J. E.: Proc. Nat. Acad. Sci. 38, 496 (1952).
[4]) SCHUBERT, K.: Z. Metallkunde (im Druck).
[5]) SCHUBERT, K.: Z. Metallkunde 39, 88 (1948).

Einige Beobachtungen an Cadmiumsulfid-Kristallen.

Seitdem es FRERICHS gelungen war, CdS-Kristalle aus der Dampfphase zu züchten, sind eine große Anzahl von Arbeiten über die theoretischen Grundlagen des Leitungsmechanismus und der Fluoreszenz der Kristalle erschienen. Daneben befassen sich einige Autoren mit der praktischen Verwendung der Kristalle als Meßzellen für Strahlungsmessungen im sichtbaren, UV- und Röntgengebiet sowie für α-, β- und γ-Strahlen. Hierbei hat es sich gezeigt, daß die CdS-Kristallmeßzellen für relative Messungen sehr geeignet sind, daß sie hingegen für Absolutmessungen noch nicht den in der Dosimetrie üblichen Anforderungen voll entsprechen.

Im Rahmen des Aufgabengebietes der Abteilung Biophysik unseres Instituts, das sich unter anderem auf Metronomik erstreckt, verwenden wir auch CdS- und ZnS-Kristalle[1]) als Meßzellen.

Da, wie aus der Literatur bekannt, unter gleichen Bedingungen gezüchtete CdS-Kristalle in bezug auf ihre Fluoreszenz und ihr elektrisches Leitvermögen große Unterschiede aufweisen, mußten wir aus einer größeren Anzahl von Kristallen für unsere Messungen geeignete Kristalle aussuchen. Wir stießen dabei auf einige Beobachtungen, die unserer Ansicht nach ein allgemeines Interesse besitzen und die wir daher im folgenden kurz mitteilen:

Wir haben etwa 500 Kristalle aus mehreren Züchtungen mikroskopisch untersucht und die Kristalle zunächst nach ihren äußeren Wachstumserscheinungen in fünf verschiedene Typen eingeteilt:

1. Typ: vollkommen homogene,
2. Typ: geriffelte, Riffelung rechtwinklig zur Seitenkante,
3. Typ: geriffelte, Riffelung schiefwinklig zur Seitenkante,
4. Typ: Zwillingsbildung von homogenen Kristallen,
5. Typ: Zwillingsbildung von geriffelten Kristallen, Riffelung schiefwinklig und symmetrisch zur Mittelnaht.

Fig. 1—5 zeigen mikroskopische Aufnahmen der 5 Typen[2]).

Fig. 1. Typ 1.

Fig. 2. Typ 2.

Fig. 3. Typ 3.

Fig. 4. Typ 4.

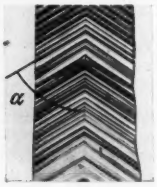


Fig. 5. Typ 5.

Fig. 6. Typ 5 (Zwilling) im polarisierten Licht.

Beim Aussuchen der brauchbaren Kristalle aus etwa 15 Züchtungen ergab sich folgende Häufigkeitsverteilung über die 5 Typen:

Tabelle 1. *Häufigkeitsverteilung der CdS-Kristalle über die 5 Typen aus etwa 15 Züchtungen.*

Typ	1	2	3	4	5
Zahl	84	91	125	14	181
In %	17	18	25	3	37

Nähere Betrachtung von Typ 5 ergab, daß bei den Zwillingen die Längskanten der Riffeln mit der Zwillingsnaht Winkel um 60, 45 oder 30° bilden (in Fig. 5 mit Winkel α bezeichnet), wobei der Winkel um 60° am häufigsten auftritt. — Die Erklärung für die drei auftretenden Winkel liegt in der hexagonalen Struktur der CdS-Kristalle.

Bringt man die Kristalle im Polarisationsmikroskop zwischen gekreuzte Nicols, um die Lage der Schwingungsrichtungen festzustellen, so zeigt sich, daß eine Schwingungsrichtung mit der Längsrichtung der Riffeln zusammenfällt. Bei Drehung eines Zwillings um 360° erscheinen somit in Abständen von 90° viermal die eine Zwillingshälfte und viermal die andere Zwillingshälfte dunkel. Eine Ausnahme bilden die Zwillinge mit dem Winkel $\alpha = 45°$, bei welchen bei Drehung um 360° naturgemäß beide Hälften gleichzeitig dunkel erscheinen. — Stellt man z.B. Polarisator und Analysator so, daß noch teilweise Licht durchkommt, erhält man bei Drehung des Kristalls wundervolle Farberscheinungen sowohl bei den Zwillingen (z.B. $^1/_2$ Zwilling goldgelb, $^1/_2$ Zwilling grün) als auch bei den anderen Typen. Fig. 6 zeigt eine Aufnahme eines Zwillings im polarisierten Licht.

Um an den Kristallen aller 5 Typen die lichtelektrische Leitfähigkeit zu prüfen, wurden zunächst 80 Kristalle mit zwei Silberelektroden im Abstand von 1 mm versehen. Die Mes-

sungen erfolgten im Vakuum bei Einstrahlung von weißem Licht. — Die Kristalle aller 5 Typen zeigten eine starke Abhängigkeit der elektrischen Leitfähigkeit von der Richtung des angelegten Feldes, die sich durch die Hemimorphie[3]) der CdS-Kristalle erklärt. Große Unterschiede in der Leitfähigkeit waren bei allen Kristallen festzustellen. Bei unseren bisherigen Untersuchungen traten in der Gruppe der Kristalle vom Typ 1 + 2 + 3 mehr Kristalle mit besonders guter Leitfähigkeit auf als in der Gruppe der Zwillinge vom Typ 4 + 5. Eine ausführliche und erweiterte Arbeit hierüber erscheint nach Untersuchung einer größeren Anzahl von Kristallen an anderer Stelle.

Institut für Medizin und Biologie, Berlin-Buch, der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Abteilung Biophysik.

LIESELOTT HERFORTH und JOHANNES KRUMBIEGEL.

Eingegangen am 14. März 1953.

[1]) KRUMBIEGEL, J.: Über ZnS-Kristalle. Naturwiss. **39**, 447 (1952).

[2]) Als Beispiel für Typ 4 wurde absichtlich ein Kristall ausgesucht, der an einem Ende eine Riffelung aufweist, da sonst der Typ des Zwillings schlecht zu erkennen ist.

[3]) WINCHELL, A. N.: The Microscopic Characters of Artificial Inorganic Solid Substances or Artificial Minerals. New York: John Wiley a. Sons, Inc.; London: Chapman a. Hall, Limited. 1952.

Zur chromatographischen anorganischen Analyse auf reinstem Aluminiumoxyd.

Die anorganische chromatographische Analyse wäßriger Lösungen auf Al_2O_3 unterscheidet sich grundsätzlich von der organischen Chromatographie nichtwäßriger Lösungen mit Al_2O_3. Wasser reagiert in zunächst nicht übersehbarer Weise mit der Al_2O_3-Oberfläche. Das bedingt eine Unsicherheit in

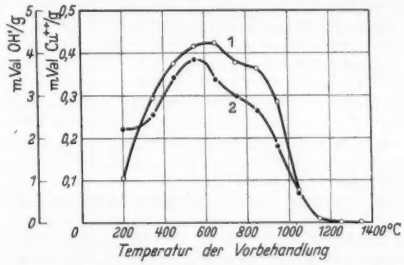


Fig. 1. Adsorptionsverhalten von Al_2O_3. Dauer der thermischen Verhandlung jeweils 4 Std. Reaktionstemperatur 20° C. Nähere Erklärung im Text.

der quantitativen Auswertung und die Nicht-Reproduzierbarkeit der erhaltenen Versuchsergebnisse. Wie eigene und bereits vorliegende Untersuchungen[1]),[2]) ergaben, ist die Reaktion der Al_2O_3-Oberfläche mit Wasser abhängig von der Art der Darstellung, der Temperatur, dem Reinheitsgrad usw.

Wir wurden durch qualitative Beobachtungen zu der Annahme geführt, daß die Reaktion zwischen Wasser und der Al_2O_3-Oberfläche so abläuft, daß H^+-Ionen aus Wasser fest in die Oberfläche der Kristallite unter Bildung von OH-Gruppen eingebaut werden. Dieser Vorgang bedingt sekundär die Ausbildung einer Schicht von OH^--Ionen, welche an der Oberfläche fest anliegt. Das Ausmaß der Bildung dieser OH-Ionenschicht an der Oberfläche von Al_2O_3 ist ein Maß für die chemische Adsorption[3]) anorganischer Kationen an Al_2O_3. Zur Charakterisierung dieser Reaktion an der Oberfläche wandten wir die bekannte Reaktion von $Al(OH)_3$ mit Alkalifluoriden auf das vorliegende System Al_2O_3/H_2O an. Dabei ergab sich, daß diese Reaktion einerseits von der Reaktionstemperatur und Zeit, andererseits von dem Gitterzustand, Reinheitsgrad und der Dispersität der Oxyde abhängt. Fig. 1, Kurve 1, zeigt die Abhängigkeit der gebildeten Alkalimenge von der Vorbehandlungstemperatur reinster Al_2O_3-Proben[4]), Kurve 2 die von den gleichen Proben adsorbierten Mengen Cu^{2+}-Ionen. Entsprechende Versuche mit gleichen Ergebnissen wurden mit anderen Kationen durchgeführt. Beide Kurven zeigen denselben Verlauf in Abhängigkeit von der Vorbehandlungstemperatur. Demnach ist die Alkalifluoridreaktion ein Maß für die reagierende Oberfläche von Al_2O_3 bei der Adsorption anorganischer Kationen an Al_2O_3. Eine ausführliche Darstellung mit weiteren Versuchen und Diskussion der Ergebnisse erfolgt demnächst an anderer Stelle.

Münster i. Westf., Anorganisch-Chemisches Institut der Universität.

HERMANN SPECKER und HEINZ HARTKAMP.

Eingegangen am 14. März 1953.

[1]) SCHWAB, G. M., u. K. JOCKERS: Angew. Chem. **50**, 551 (1937). — SCHWAB, G. M., u. A. N. GHOSH: Angew. Chem. **52**, 666 (1939). — SCHWAB, G. M., u. A. ISSIDORIDIS: Z. physik. Chem., Abt. B **53**, 1 (1943).

[2]) FRICKE, R., u. E. v. RENNENKAMPFF: Naturwiss. **24**, 762 (1936). — FRICKE, R.: Naturforschung und Medizin in Deutschland, Bd. 28, S. 50—80. Dort weitere Literaturangaben.

[3]) SCHÄFER, H., u. W. NEUGEBAUER: Naturwiss. **38**, 561 (1951).

[4]) Darstellung nach SCHMÄH, H.: Z. Naturforsch. **1**, 322 (1946).

Über Spaltungsreaktionen von Glutaminsäure und Ornithin unter den Bedingungen der sauren Peptidhydrolyse.

Die Glutaminsäure wird bekanntlich enzymatisch dekarboxyliert, wobei γ-Aminobuttersäure und Pyrrolidon-2 entstehen[1]).

Uns interessierte das Verhalten der Glutaminsäure und des Ornithins unter den Bedingungen der sauren Hydrolyse nach SCHRAMM[2]), wie er sie zur Aufspaltung vom Tabak-

Fig. 1. Papierchromatogramm von hydrolysierter Glutaminsäure.

Fig. 2. Papierchromatogramm von hydrolysiertem Ornithin.

mosaikvirus und Lactoglobulin mit Erfolg angewandt hat. Da der Verfasser im Jahre 1950 die Beobachtung gemacht hat, daß salzsaure Lösungen von Glutaminsäure, aus denen die Salzsäure durch mehrfache Vakuumdestillation entfernt worden ist, im Papierchromatogramm mehrere ninhydrinpositive Substanzen liefern, mußte angenommen werden, daß diese Erscheinung auch in der experimentellen Praxis der Peptidhydrolyse auftreten würde. Unter den oben erwähnten Hydrolysebedingungen zeigte die Glutaminsäure bereits nach achtstündiger Hydrolysezeit Veränderungen, die, wie Fig. 1 zeigt, im Papierchromatogramm nach der eindimensionalen, aufsteigenden Arbeitsweise in Butanol-Eisessig-Wasser zu drei Substanzen führen. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit der von HEYNS[3]) kürzlich publizierten Arbeit über das Verhalten salzsaurer Glutaminsäurelösungen.

Der stark ausgeprägte Farbfleck (II) wurde mit Wasser eluiert und mit einem anderen Lösungsmittelgemisch, über das später in anderem Zusammenhang berichtet werden wird, erneut chromatographiert. Hierbei konnten Glutaminsäure und γ-Aminobuttersäure nachgewiesen werden.

Unterwirft man Ornithin den gleichen Hydrolysebedingungen, so liefert die Papierchromatographie mit Butanol-Eisessig-Wasser schon nach vierstündiger Hydrolyse vier Farbflecken (Fig. 2). Auf der Startlinie, halb verdeckt von nicht verändertem Ornithin, ist eine schwache Verfärbung I zu erkennen. Fleck II stellt unzersetztes Ornithin dar. Die beiden oberen Flecken III und IV entsprechen ihrer Lage nach denen, die im Glutaminsäurechromatogramm Fig. 1 zu sehen sind (II und III).

Es besteht anscheinend eine gewisse Analogie zwischen der Zersetzung der Glutaminsäure und der des Ornithins. ROLOFF und RATNER[4]) haben festgestellt, daß isotop markiertes Ornithin im Organismus in Prolin und Glutaminsäure übergeht.

Es ist unwahrscheinlich, anzunehmen, daß dieser unter Desaminierung und Oxydation einer CH_2- zu einer CO-Gruppe und weiter unter Aufnahme einer Molekel Wasser verlaufende, offenbar fermentativ gesteuerte Prozeß in analoger Weise in vitro ablaufen könnte. Eine nähere Untersuchung der Flecken I, III und IV im Ornithinchromatogramm (Fig. 2) ist daher noch vorzunehmen.

Es hat sich ergeben, daß noch andere, bisher wenig beachtete Faktoren bei der hydrolytischen Spaltung von Aminosäuren von Bedeutung sein können. Hierüber sowie über die nähere Charakterisierung der beobachteten Zersetzungsprodukte wird in einer späteren Arbeit zu berichten sein.

Aus dem Untersuchungslaboratorium der Forschungsanstalt für Landwirtschaft, Braunschweig, Bundesallee.

TH. BREYHAN.

Eingegangen am 20. März 1953.

[1]) ROBERTS, E., u. S. FRANKEL: J. of Biol. Chem. **187**, 55 (1950).

[2]) SCHRAMM, G., u. G. BRAUNITZER: Z. Naturforsch. **5b**, 292 (1950).

[3]) HEYNS, K., W. KOCH u. W. KÖNIGSDORF: Naturwiss. **39**, 381 (1952).

[4]) ROLOFF, M., S. RATNER u. R. SCHOENHEIMER: J. of Biol. Chem. **136**, 361 (1940).

Spiralenwachstum organischer Verbindungen aus der Dampfphase.

In einer früheren Mitteilung[1]) wurde über Beobachtungen von Wachstumsvorgängen an organischen Kristallen in Form von Spiralen berichtet und mehrere Beispiele dafür angeführt. Inzwischen ist die Zahl der Stoffe, an denen beim Sublimieren

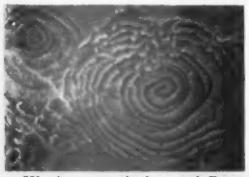


Fig. 1. Wachstumsspiralen auf Pyren*).

Fig. 2. Wachstumsspirale auf Diphenyl.

Fig. 3. Eckige Spiralen auf 2.3-Benzofluoren.

auf dem Heizmikroskop Wachstumsspiralen festzustellen waren, auf 36 angestiegen; sie kann sicher jederzeit vermehrt werden, da fast alle Stoffe, die in dünnen Platten kristallisieren, auf Grund derartiger Spiralen in die Dicke wachsen. Allgemein konnten wir beobachten, daß der Übersättigungsgrad des Dampfes die Form der Spiralen beeinflußt. So war es in vielen Fällen möglich, durch Wahl der Sublimationstemperatur von derselben Substanz einmal eckige Spiralen (bei niederer Temperatur) und ein andermal runde Spiralen (bei höherer Temperatur) zu erreichen. Der Wachstumsvorgang ist in jedem Fall derselbe: Das Zentrum der Spirale windet sich nach innen, wodurch dauernd neue Spiralflächen gebildet werden, die aber gleichzeitig nach außen „fließen". So entstehen an den Wachstumsflächen zahlreiche Pyramiden bzw. kegelförmige Gebilde, die vielfach ineinander wachsen. In der Tabelle 1 sind die Stoffe angeführt, an denen bisher Spiralenwachstum aus der Dampfphase festgestellt wurde.

*) Alle Aufnahmen unter Verwendung der Phasenkontrasteinrichtung der optischen Werke C. Reichert, Wien.

Es finden sich unter diesen vor allem Substanzen mit kondensierten Ringsystemen, deren Grundmolekel planar gebaut ist (flächenartiger Kristallhabitus), Camphanderivate mit sphärischem Molekelbau (vorzugsweise isometrischer Kristallhabitus), aber auch einfachere Verbindungen wie Propionamid oder Dicyandiamid. Diese beiden Stoffe haben mit der ersten Gruppe die vollkommene Spaltbarkeit nach einer Richtung gemeinsam.

Tabelle 1. *Spiralenwachstum aus der Dampfphase wurde bisher festgestellt bei:*

Acenaphthen	Carbazol	Korksäure
Anthracen	β-Chlornaphthalin	7-Methylindol
1.2-Benzanthracen	Chrysen	Monobromcampfer
2.3-Benzanthracen	Dicyandiamid	Naphthacen
Benzoesäure	2.3-Dimethylnaphthalin	β-Naphthol
2.3-Benzofluoren	2.6-Dimethylnaphthalin	β-Naphthylamin
Borneol	2.7-Dimethylnaphthalin	Phenanthren
Bornylchlorid	β.β-Dinaphthyl	o-Phenylendiamin
p-Bromdiphenyl	Diphenyl	Phenylessigsäure
β-Bromnaphthalin	Fluoren	Propionamid
Camphan	Isoborneol	Pyren
Campfer	Isobutyraminhydrochlorid	Succinimid

Pharmakognostisches Institut der Universität Innsbruck.

MARIA BRANDSTÄTTER.

Eingegangen am 23. März 1953.

[1]) BRANDSTÄTTER, M.: Z. Elektrochem., Ber. Bunsenges. physik. Chem. **56**, 968 (1952).

Ein einfaches elektrophoretisches Verfahren zum Nachweis lockerer Additionsverbindungen.

In mehreren Mitteilungen[1]) haben wir ein kontinuierliches Verfahren der Elektrophorese beschrieben, bei dem man das zu trennende Substanzgemisch langsam in einem dünnen Strahl in eine Elektrolytlösung einfließen läßt, die sich quer zu den Kraftlinien eines elektrischen Feldes durch eine poröse Substanz, beispielsweise durch ein Blatt Filterpapier, hindurch bewegt. Ungeladene Teilchen wandern dann in der Richtung des Flüssigkeitsstroms, geladene werden aus der Strömungsrichtung um einen Winkel abgelenkt, der sich in elementarer Weise aus der Strömungsgeschwindigkeit des Elektrolyten und der elektrophoretischen Wanderungsgeschwindigkeit der Substanz ergibt.

Dieses Verfahren kann verwendet werden, um anschaulich die Bildung von Anlagerungsverbindungen in Lösung zwischen solchen Substanzen zu zeigen, die im elektrischen Feld in entgegengesetzter Richtung oder doch mit hinlänglich verschiedener Geschwindigkeit wandern. Zu diesem Zweck läßt man die zu prüfende Substanz nicht an *einem* Punkt in die Trennfläche einströmen, wie dies sonst bei diesem Trennungsverfahren üblich ist, sondern an *zwei* Punkten und zwar derart, daß die Wanderungswege der beiden sich schneiden. Stoffe, zwischen denen eine Affinitätsbeziehung nicht besteht, wandern dann in geradliniger Richtung durcheinander hindurch, ohne sich gegenseitig zu beeinflussen. Wenn die beiden Substanzen dagegen in Lösung eine mehr oder weniger lockere Additionsverbindung bilden, werden beide aus ihrer Wanderungsrichtung abgelenkt, und der entsprechende Komplex bewegt sich nun, soweit er nicht unlöslich ausfällt, in einer mittleren Wanderungsrichtung; im weiteren Verlauf trennen sich die beiden Komponenten allmählich wieder und wandern nunmehr in der ursprünglichen Richtung weiter, jedoch entsprechend ihrer allmählichen Abdissoziation aus dem Komplex in Form mehr oder weniger unscharfer und verwaschener Streifen.

Die Erscheinung läßt sich an allen Stoffen zeigen, die mit den üblichen chromatographischen Methoden sichtbar gemacht werden können, besonders leicht aber an sauren und basischen Farbstoffen. Fig. 1 zeigt das Verhalten des Paares aus Amidoschwarz 10 B und Fuchsin, also je eines einfachen sauren und basischen Farbstoffes von geringer Molekulargröße. Wie das Bild erkennen läßt, findet eine gegenseitige Beeinflussung nicht statt. Das gegenteilige Verhalten, nämlich die Bildung eines lockeren, im weiteren Verlaufe dissoziierenden Komplexes zeigt Fig. 2 an dem Farbstoffpaar Orange II und Methylenblau. Entsprechend Fig. 1 verhält sich die Kombination Orange II und BINDSCHEDLERS Grün, entsprechend Fig. 2 Amidoschwarz 10 B und Methylenblau. Die Versuche wurden in n/1-Essigsäure ausgeführt, da im neutralen oder schwächer sauren Bereich die starke Adsorption

der basischen Farbstoffe auf der Papierfaser Schwierigkeiten macht. Die mitgeteilten elektrophoretischen Versuche zeigen zugleich anschaulich, in Übereinstimmung mit vielen anderen Erfahrungen der Literatur, daß die Bildung von Additionsverbindungen der hier in Rede stehenden Art nicht durch die entgegengesetzte Ladung der beteiligten Farbstoffionen an sich, sondern durch Valenzbeziehung anderer Art (VAN DER WAALSsche Kräfte, Resonanzanziehung, Dipolanziehung) bedingt ist.

Es ist zu erwarten, daß in vielen Fällen von biochemischer oder allgemein chemischer Bedeutung die Bildung von Additionsverbindungen in Lösung auf diesem Weg gezeigt werden kann. (Protein/Nukleinsäure; Eiweiß/Farbstoff; Antigen/Antikörper; Enzym/Substrat usw.)

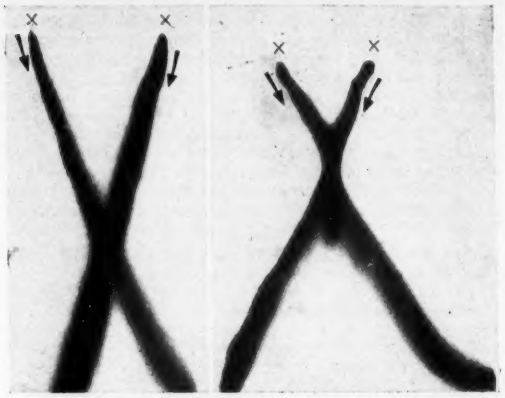


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Amidoschwarz und Fuchsin. n/1 Essigsäure, 110 V.

Fig. 2. Orange II und Methylenblau. n/1 Essigsäure, 110 V.

Forschungsstelle für Eiweiß und Leder in der Max Planck-Gesellschaft.

W. GRASSMANN und L. HÜBNER.

Eingegangen am 18. März 1953.

[1]) Vortrag W. GRASSMANN, Tagung der Physiologen und physiologischen Chemiker in Göttingen vom 31. August 1949. Ref. Angew. Chem. **62**, 170 (1950). — GRASSMANN, W., u. K. HANNIG: Naturwiss. **37**, 397 (1950). — Ber. Physiol. **139**, 220 (1950). — GRASSMANN, W.: Naturwiss. **38**, 200 (1951). — GRASSMANN, W., u. K. HANNIG: Z. physiol. Chem. **292** (1953).

Über einen Umkehreffekt bei der Papierelektrophorese von Blutseren.

Eine oft beobachtete Inkonstanz der Wanderungswege bei der Papierelektrophorese (im folgenden abgekürzt P-E.) von Blutseren wird meist auf Stromschwankungen oder ähnliche technische Mängel zurückgeführt. Hier und da findet man aber auch Andeutungen über eine Umkehr der Wanderungsrichtung, die auf mögliche Konvektion[1]), einen Einfluß des Auftragungsortes[2]) oder auf Strom- oder Temperaturschwankungen[3]) zurückgeführt werden. Zur Klärung dieser Frage konstruierten wir eine Apparatur (Fig. 1), welche die bekannten technischen Mängel ausschließt und es gestattet, 10 Streifen in einem Versuch gleichzeitig der P-E. zu unterwerfen. Wir nahmen jede Stunde einen der Streifen durch Abschneiden aus dem Stromkreis, ohne den Strom selbst zu unterbrechen, so daß für jede Substanz der Weg pro Stunde ermittelt werden konnte. Die an allen Streifen liegende Spannung wurde ständig gleichgehalten. In dieser Apparatur wurde Normal-Serum vom Pferd untersucht [Veronalnatrium-HCl-Puffer vom p_H 8,4; Ionenstärke 0,05; 2 V pro cm; Auftragung des Serums auf das pufferfeuchte Papier (Schleicher & Schüll 2043 b, Streifen 40 × 3 cm; 20° C)]. Dabei zeigte es sich, daß die Substanzflecke nicht einheitlich proportional der Zeit wanderten, vielmehr nach längerer Versuchsdauer teils einzelne Fraktionen, teils das gesamte Eiweiß weniger weit von der Startlinie entfernt waren als auf früher aus dem Versuch genommenen Streifen (Fig. 2). Versuche mit 1200 V Spannung (8 V pro cm) ergaben ähnliche Resultate. Wie uns Versuche mit anderen, im Tages- oder UV-Licht sichtbaren Stoffen (darunter Alkaloide und Glycoside) auf Einzelstreifen ebenfalls zeigten, ändern aufgetragene Stoffe in der Tat ihre Wanderungsrichtung während des Versuches oft sogar mehrmals. Diese Umkehreffekte lassen sich nur so erklären, daß die wandernden Teilchen durch Einwirkung der ihnen begegnenden Ionen der Elektrolytflüssigkeit elektrisch umgeladen werden[4]) und somit ihre Marschrichtung so lange immer wieder ändern, bis sie sich mit der Pufferlösung im Ladungsgleichgewicht befinden. Es ist deshalb unerläßlich, den Eiweißlösungen noch vor der P-E. Gelegenheit zur Einstellung dieses Gleichgewichtes durch Dialyse zu geben. Nur so bleibt während der Wanderung die Ladung der Teilchen konstant, und die Wanderungsstrecke ist der Zeit proportional (Fig. 3). Es genügt keineswegs, ein Serum oder eine Serumfraktion vor der P-E. „gegen Wasser oder physiologische NaCl-Lösung" zu dialysieren, sondern es muß gegen die Pufferlösung dialysiert werden, die nachher im P-E.-Versuch verwendet werden soll. Bei undialysierten Seren kann selbst die Anzahl der Fraktionen inkonstant sein (Fig. 3). Auch schon die einmalige Verwendung einer Pufferlösung zur P-E. veränderte die Ionenstärke unseres Puffers so sehr, daß das ursprünglich gegen denselben Puffer dialysierte Serum nicht mehr mit ihm isotonisch war und uneinheitlich wanderte. Bei wirklicher

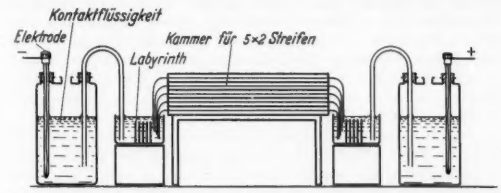


Fig. 1. Apparatur zur gleichzeitigen Papierelektrophorese auf zehn Streifen.

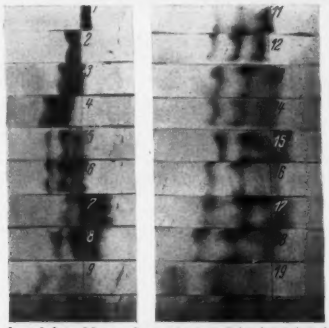


Fig. 2. Unbehandeltes Normalserum vom Pferd nach 1 bis 20stündiger Papierelektrophorese. Auf Streifen 1, 5 und 7 deutliche Kataphorese, auf 15 und 17 Aufteilung in vier statt sonst drei Fraktionen.

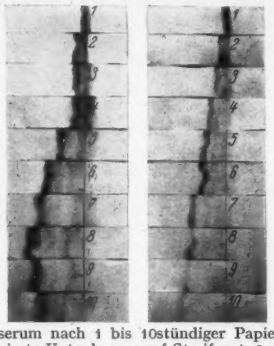


Fig. 3. Kälberserum nach 1 bis 10stündiger Papierelektrophorese. Links: Undialysiert: Kataphorese auf Streifen 4, 9 und 10. Rechts: 70 Std gegen den Puffer unter Rühren dialysiert: Einheitliche Anaphorese.

Isotonie von Serum und Puffer erhielten wir stets gut reproduzierbare Ergebnisse.

Institut für Pharmazie und Lebensmittelchemie der Universität Würzburg (Direktor: Prof. Dr. R. DIETZEL).

E. GRAF und P. H. LIST.

Eingegangen am 19. März 1953.

[1]) VOIGT, K. D.: Angew. Chem. **65**, 90 (1953).
[2]) HOLT, C. v., K. D. VOIGT u. K. GAEDE: Biochem. Z. **323**, 345 (1952).
[3]) HEINRICH, W. D.: Biochem. Z. **323**, 469 (1953). — DIMROTH, K., L. JAENICKE u. I. VOLLBRECHTSHAUSEN: Z. physiol. Chem. **289**, 71 (1952). — MICHL, H.: Mh. Chem. **83**, 210 (1952).
[4]) REBLING, R.: Arzneimittel-Forsch. **3**, 10 (1953).

Peptide im menschlichen Urin.

Wenn man einzelne papierchromatographisch getrennte Zonen von Alkohol-Ätherextrakten (2:1) und von dem Extraktionsrückstand aus Harn hydrolysiert und dann rechromatographiert, zeigt es sich, daß mehr Peptide vorhanden sind, als von DENT[1–5]) gefunden wurden. Durch Bindung an andere Substanzen, wahrscheinlich an Zucker, finden sich bei diesen Peptiden R_f-Werte, die denen der Aminosäuren ähnlich

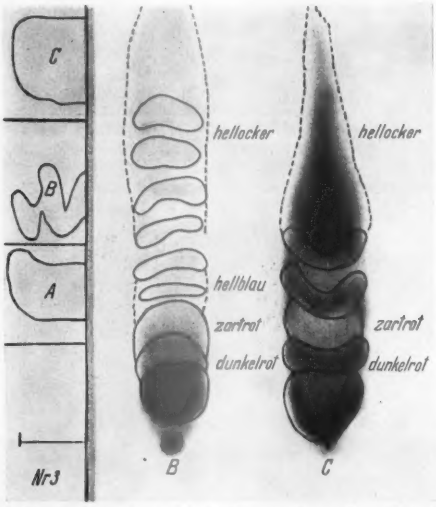


Fig. 1. Papierchromatographische Untersuchung eines Chloroformextraktes aus Harn. Links befindet sich ein ninhydringefärbter Leitstreifen, der sich in drei Zonen A, B und C teilen läßt. Daneben befindet sich das Hydrolyseergebnis der Zonen B und C, die sich in mehrere Aminosäuren spalten lassen und damit als Peptide charakterisiert sind.

sind und deshalb zu Verwechslungen Anlaß geben können. Vor der Untersuchung muß der Harn enteiweißt werden, was am besten nach der Methode nach SEWAK, LACKMANN, SMOLENS[6]) geschieht. Das Chromatographiepapier muß vor Benutzung sorgfältig mit heißem Äthanol gewaschen werden, da sich darin äthanollösliche Stoffe finden, die nach Hydrolyse verschiedene Aminosäuren ergeben. Wenn man den Äthanol-Ätherextrakt aus Harn zur Trockne bringt und im Rückfluß mittels Chloroform extrahiert, finden sich im Papierchromatogramm dieses Extraktes drei ninhydrinpositive Flecke, ferner Harnstoff [nachgewiesen nach HÜBENER und Mitarbeitern[7])], Kreatin (nachgewiesen durch JAFFÉs Reagens) sowie Harnsäure [Nachweis nach BODE und HÜBENER[8])].

Für das Vorhandensein von in Chloroform unlöslichen Stoffen im Chloroformextrakt können zwei Möglichkeiten angenommen werden, nämlich eine Bindung dieser Substanzen an Lipoide, die damit vehikelartig fungieren, oder aber eine bedingte Löslichkeit durch oberflächenaktivierende Wirkung der Lipoide. Um zu prüfen, welche Stoffe gebunden und welche lediglich löslich gemacht wurden, ließen wir den Lipoidextrakt nicht in Butanol/Wasser/Eisessig laufen, sondern in Chloroform. Dabei zeigt sich, daß Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin und ein Peptid am Startpunkt bleiben, während ein ninhydrinpositiver Fleck mit der Frontlinie des Lösungsmittels läuft. Dieser Fleck ist in Butanol/Wasser/Eisessig wiederum in zwei Teile zu trennen, die wir auf dem linken Leitstreifen in Fig. 1 als B und C bezeichnet haben. Auf der gleichen Figur findet sich das Hydrolyseergebnis der Substanzen B und C, die damit als Peptide charakterisiert sind. A entspricht dem Stoff, der im Chloroformchromatogramm am Startpunkt blieb.

Durch das Chromatographieren in Chloroform wurde gezeigt, daß die am Startpunkt verbliebenen Substanzen nur durch die oberflächenaktivierende Wirkung der Lipoide in den Extrakt gelangen können, während die beiden Peptide, die mit der Frontlinie des Lösungsmittels liefen, an Lipoide gekoppelt sein müssen. Über die Art der Bindung können wir noch keine Aussage machen. Lediglich konnten wir feststellen, daß als Vehikel Phosphatide nicht in Frage kommen, da sich der Komplex in kaltem Azeton löst. Zusätzlich ist an eines der beiden Lipopeptide, und zwar an jenes, das den geringeren R_f-Wert hat, ein naphthoresorcinpositiver Stoff gebunden, wahrscheinlich ein Oligosaccharid. Fraktion C gibt ebenfalls eine rote Reaktion mit Naphthoresorcin, jedoch nicht mit gleichem R_f-Wert wie das Peptid in dieser Fraktion. Wir befinden uns zur Zeit an der Charakterisierung dieser Verbindungen. Durch Betrachten des Chromatogramms nach Hydrolyse im gefilterten ultravioletten Licht lassen sich an ihrer hell-ocker Fluoreszenz noch Huminsubstanzen erkennen. Fluoreszierende Zonen sind in der Figur durch gestrichelte Umrandung und Angabe der Fluoreszenzfarbe angedeutet.

Aus der I. Medizinischen Klinik der Universität, Frankfurt a. M.

F. BODE, G. BECKER und E. BÖHLE.

Eingegangen am 16. März 1953.

[1]) DENT, C. E.: Biochemic. J. **43**, 169 (1948).
[2]) DENT, C. E.: Lancet [Lancaster, Pa.] **11**, 637 (1946).
[3]) DENT, C. E.: Biochemic. J. **41**, 240 (1947).
[4]) DENT, C. E.: Science [Lancaster, Pa.] **105**, 335 (1947).
[5]) DENT, C. E., u. J. A. SCHILLING: Biochemic. J. **44**, 318 (1948).
[6]) SEWAK, LACKMANN u. SMOLENS: J. of Biol. Chem. **134**, 523 (1940).
[7]) HÜBENER, H. J., F. BODE, H. J. MOLLAT u. M. WEHNER: Hoppe-Seylers Z. **290**, 136 (1952).
[8]) BODE, F., u. H. J. HÜBENER: Nature [London] **170**, 501 (1952).

Vergleichende Untersuchung der Hitzedenaturierung von fetalem und Erwachsenen-Hämoglobin.

Die Hitzedenaturierung des fetalen Hämoglobins ist unseres Wissens bisher nicht untersucht worden. In Anbetracht der Tatsache, daß dieses Pigment gegenüber dem Erwachsenen-Hämoglobin eine außerordentliche Alkaliresistenz zeigt, ist das Verhalten gegenüber dem denaturierenden Einfluß der Hitze jedoch von Interesse. Es wurde in folgender einfacher Versuchsanordnung geprüft:

Erythrozyten aus Erwachsenen- und Nabelschnurblut[1]) wurden mehrfach in physiologischer Kochsalzlösung gewaschen. Aus ihnen wurden stromafreie Hämolysate von einer Hämoglobinkonzentration von 1000 mg/100 cm³ hergestellt. Durch Phosphatpuffer in einer Endkonzentration von 0,022 mol und einem p_H von 6,8 war das p_H fixiert. In eine Anzahl ausgesucht gleichmäßiger dünnwandiger Reagensgläser wurden je 1 cm³ dieser Lösungen pipettiert. Paarweise — von jedem Hämolysat eine Probe — wurden die Gläser bei 50° 2 min vorgewärmt und dann für 2 min in ein auf den gewünschten Temperaturgrad eingestelltes Wasserbad gebracht. Anschließend wurden die Gläser durch Schwenken in einem Wasserbad von 25° rasch abgekühlt. Nach Zugabe von 4 cm³ einer 0,2 g Kaliumferricyanid und 0,2 g Kaliumcyanid/Liter enthaltenden Lösung [= Transformationslösung der Hämoglobinbestimmung nach BETKE und SAVELSBERG[2])] wurde filtriert und im Filtrat elektrophotometrisch die Hämoglobinkonzentration bestimmt.

Fig. 1 zeigt das Ergebnis eines solchen Versuchs. Bei 73,5° ist Blutfarbstoff aus Nabelschnurblut zur Hälfte denaturiert, Erwachsenenblutfarbstoff zu 28%. 50%ige Denaturierung ist bei Erwachsenen-Hb erst bei 75,5° erreicht. *Fetales Hb ist also empfindlicher gegen Erhitzung als Erwachsenen-Hb.* Die Denaturierungskurven laufen nicht parallel, sondern nähern sich im Bereich der höheren Temperaturen. Dieses Verhalten dürfte sich daraus erklären, daß Nabelschnurblut neben dem vorherrschenden fetalen Hb im allgemeinen etwa 20% Erwachsenen-Hb enthält.

Nach HARTRIDGE sind die verschiedenen Verbindungen des roten Blutfarbstoffes (O_2Hb, COHb, Hämiglobin) gegenüber der Hitzedenaturierung verschieden empfindlich[3]). Wir prüften Cyanhämiglobin und fanden für beide Farbstoffe eine etwas höhere Resistenz — die Kurven waren um knapp 2°

nach rechts verschoben —; die Differenz zwischen fetalem und bleibendem Blutfarbstoff blieb jedoch in gleicher Weise erhalten. Blutfarbstoff aus 8 Wochen alten Blutbankerythrozyten verhielt sich wie solcher aus frischen Erythrozyten.

Da fetales und bleibendes Hb einen verschiedenen isoelektrischen Punkt haben[4]), war es möglich, daß die gefundene Differenz der Hitzestabilität nur ein zufälliges Ergebnis der Prüfung bei p_H 6,8 war und sich bei einem anderen p_H vielleicht ganz anders darstellte. Es wurden daher in einer weiteren Versuchsreihe die Blutfarbstoffproben mit Phosphatpuffer folgender p_H-Stufen versetzt: 6,5, 6,65, 6,8, 6,95, 7,1 und auf

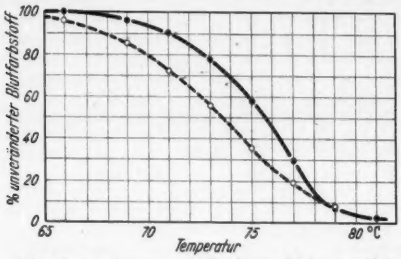


Fig. 1. Hitzedenaturierung von Oxyhämoglobin aus Nabelschnurblut (○) und Erwachsenenblut (●) bei p_H 6,8.

74,5° erhitzt. Die Differenz im Sinne einer erhöhten Empfindlichkeit des fetalen Hb stellte sich in allen Ansätzen dar; sie ist also als reell anzusehen. Beide Blutfarbstoffe zeigten dabei eine geringe Tendenz, mit der Verschiebung zur alkalischen Reaktion rascher denaturiert zu werden.

Aus der Universitäts-Kinderklinik Freiburg i. Br. (Direktor: Prof. Dr. W. Keller).

Klaus Betke.

Eingegangen am 28. März 1953.

[1]) Herrn Prof. Dr. W. Wolf, Direktor der Universitäts-Frauenklinik Freiburg, danken wir für die freundliche Überlassung der Nabelschnurblutproben.

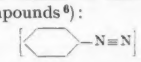
[2]) Betke, K., u. W. Savelsberg: Biochem. Z. **320**, 431 (1950).
[3]) Hartridge, H.: J. of Physiol. **44**, 34 (1912).
[4]) Brinkman, R., u. J. H. P. Jonxis: J. of Physiol. **85**, 117 (1935); **88**, 162 (1937).

Acetophenone biosynthesis from phenylhydrazine during the acetate respiration by living cells of E. coli.

In a preceding series of experiments we were able to demonstrate the formation of acetic acid β-phenylhydrazide during the respiration of acetate in presence of phenylhydrazine oxalate (= PO salt) by means of living cells of yeast[1]), *Asp. niger*[2]) and *Strept. griseus* (unpublished data).

We had supposed that the acetylation of phenylhydrazine takes place at level of coenzyme A (= CoA) by means of the intermediate enzymatic complex acetyl-CoA, according to the recent findings on the acetic acid activation[3]),[4]),[5]).

In the respiration of acetate by cells of *E. coli*, on the contrary, no evident acetylation of the phenylhydrazine had been found[2]). In pursuing these experiments with *E. coli* we now succeeded in isolating the acetophenone, which is always present beside the acetaldehyde in the acetate oxydation in presence of PO salt. The mechanism of acetophenone formation remains as yet obscure. We suppose that phenylhydrazine may be dehydrogenated with formation of an unstable intermediate similar to that formulated in the reaction with diazocompounds[6]):



This intermediate splits off nitrogen leaving an active phenyl group which is immediately acetylated by the complex $CH_3 \cdot CO \cdot S \cdot CoA$ to form acetophenone $C_6H_5 \cdot CO \cdot CH_3$.

Cells of *E. coli* (strain C 14) harvested from a culture grown on acetate, were suspended in the following medium: Na_2HPO_4 0,5%; K_2HPO_4 0,15%; $(NH_4)_2SO_4$ 0,15%; $MgSO_4$ 0,03%; beef extract Difco 0,1%; juice yeast ml. 20%; sodium acetate 1%; p_H 7,2. The culture was incubated for 10 hr. at 35° in filtered air stream. At the second, at the fourth and at the sixth hr. respectively, a portion of 0,3 g/l of PO salt was added to the culture.

Isolation of acetophenone: at the end of the experiment, the filtrated medium was distilled after previous addition of concentrated sulphuric acid so as to reach a concentration of 3%. The first fractions of distillate were precipitated with 2,4 dinitrophenylhydrazine and the collected precipitate was washed with boiling 95% ethanol to dissolve acetaldehyde 2,4 dinitrophenylhydrazone. The residue was recrystallised three times by dissolving in benzene and precipitating with petroleum ether.

The isolated acetophenone 2,4 dinitrophenylhydrazone melted alone or in admixture with the synthetic product at the same temperature

Anal. Calcd.:	C 55,81%;	Found: 55,90%;	m.p. 242°
	H 4,31%;	4,04%	
	N 18,60%;	18,45%	

Amount produced: 0,05—0,15 g/l.

Istituto di Chimica Farmaceutica e Tossicologica dell'Università di Pavia.

V. Bolcato and M. E. Scevola.

Eingegangen am 16. April 1953.

[1]) Bolcato, V., M. E. Scevola u. G. Valcurone: Naturwiss. **39**, 211 (1952).
[2]) Bolcato, V., u. M. E. Scevola: Naturwiss. **39**, 353 (1952).
[3]) Stadtman, E. R., G. D. Novelli u. F. Lipmann: J. of Biol. Chem. **191**, 365 (1951).
[4]) Lynen, F., E. Reichert u. L. Rueff: Liebigs Ann. Chem. **574**, 1 (1951).
[5]) Stern, J. R., B. Shapiro, E. R. Stadtman u. S. Ochoa: J. of Biol. Chem. **193**, 703 (1951).
[6]) Karrer, P.: Organic Chemistry, S. 463. Amsterdam 1947.

Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu.

Die Untersuchungen von Bode[1]) und Winter und Sievers[2]) zeigten, daß in der lebenden Pflanze bzw. dem herbstlichen Laub Substanzen lokalisiert sein können, die die Keimung und Jugendentwicklung einer Reihe von Samenarten bzw. Pflanzen, je nach der wirkenden Konzentrationsstufe hemmend oder fördernd, artspezifisch beeinflussen. Eine soziophysiologische Bedeutung dürften derartige Effekte jedoch häufig erst dann erlangen, wenn durch Exkretion oder Auswaschung eine wirksame Substanzanreicherung innerhalb der oberen Bodenschichten erfolgt ist, und auch dann vermutlich erst bei einer Kopplung mit ökologischen (Boden, Klima, Lage), pathologischen und weiteren Faktoren (p_H) sowie dem Konkurrenzkampf. Wir untersuchten daher mit Hilfe von Kiefern- und Fichtensamen die oberen Streulagen eines bodenpflanzenlosen Fichtenreinbestandes auf ihren Gehalt an keimungsaktiven Substanzen.

Vorsorglich prüften wir zunächst folgende Versuchsanordnungen auf ihren Genauigkeitsgrad:

A. Je 100 Samen auf Rundfilter in Petri-Schalen, mit 6 cm³ Aqua dest. benetzt.

B. Petri-Schalen mit 25 cm³ Aqua dest. gefüllt und mit Glasbrücken versehen. Darüber gelegte Rundfilter bildeten mit Hilfe von vier an beiden Enden rechtwinkelig abgeknickten Filterstreifen, die in die Flüssigkeit tauchten, eine gleichmäßig feuchte Keimunterlage. Schalen mit Deckel geschlossen.

C. Wie B., nur offene Schalen.

Die geringste mittlere quadratische Abweichung von dem Mittel des Keimverlaufes (Standardabweichung) der Versuchsserien A, B, C zeigte die Methodik C, weil sie störende Feuchtigkeitsunterschiede bzw. Sauerstoffmangel innerhalb der Vergleichsschalen ausschloß. Die Standardabweichung wurde an jeweils 1000 Samen in 10 Petri-Schalen bestimmt und war dreifach reproduzierbar.

Mit dieser Methode (C) untersuchten wir zunächst die Wirkung angefeuchteter Streu und Kaltwasserauszüge unter Beachtung anfänglich gleicher Konzentrationsverhältnisse und stellten eine gleichsinnige Hemmung des zeitlichen Keimablaufes der beiden Samenarten fest. Die Wirkung direkter Streugaben war stärker als die des wäßrigen Auszuges (vgl. Fig. 1).

Nach Schmitt[3]) beeinflußt der p_H-Wert (hier 3,7) die Keimung (Senkung der Keimschnelligkeit gegenüber p_H 6,3 nach 7 Tagen Keimdauer um 8%). Da aber Konzentrationsveränderungen das p_H dieser Extrakte nicht verschieben, dampften wir den Kaltwasserstreuextrakt im Vakuum bei 28° C auf $^1/_{10}$ gegenüber der Ausgangslösung ein. (Ausgangslösung: 400 cm³ Aqua dest. auf 100 g trockene Streu bei 24stündiger Lösungszeit.). Das Destillat beeinflußte die Keimung nicht.

Den Destillationsrückstand verdünnten wir auf $^3/_4$, $^1/_2$ und $^1/_4$ und prüften die Effekte dieser Konzentrationsstufen auf die Keimung der Kiefer. Die Keimung wurde trotz kontrollierter p_H-Konstanz stärker gehemmt, je konzentrierter der Destillationsrückstand war. p_H-Verschiebungen in diesen Extrakten während der Samenkeimung wurden durch dreitägigen Wechsel nachweislich vermieden (Kontrollmessungen).

Die Hemmung der Samenkeimung ist also keine Funktion des p_H, sondern war von der Konzentration eines Hemmungsfaktors in dem Nadelstreuextrakt abhängig. Wir müssen daher mit keimungsaktiven Substanzen in dem physiologisch freien Wasser der Fichtenstreu rechnen, die p_H-Wirkungen überlagern können.

Die Ergebnisse wurden aus dem Durchschnitt von 1500 Samen in 15 PETRI-Schalen gebildet, waren gut reproduzierbar

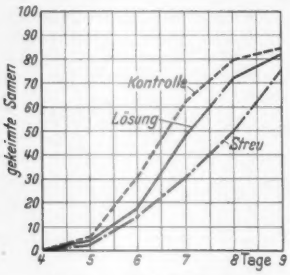


Fig. 1. Fichtenkeimung.

und statistisch zu sichern. Im Hinblick auf die ökologischen Voraussetzungen in der Natur feuchteten wir die Samen 5mal mit jeweils 2 cm³ Aqua dest. bzw. Konzentrat an und ließen sie anschließend (also 5mal) 24 Std im Keimschrank bei 25° C austrocknen. Diese Behandlung mit dem Konzentrat löste

Fig. 2. Konzentratbehandlung; H_2O-Behandlung von Kiefer und Fichte.

eine auffallend starke Keim- und Entwicklungshemmung gegenüber den gleichsinnig behandelten H_2O-Kontrollen aus, die über die keimungsaktiven Effekte bei dauernder Befeuchtung mit dem Konzentrat weit hinausgeht. Die Kiefer zeigte sich in den Kontrollen und bei der Behandlung mit dem Konzentrat als wesentlich empfindlicher (Fig. 2) gegen die Unterbrechung der Keimung als die Fichte. Wir müssen annehmen, daß sich derartige Effekte auf extrem wechselfeuchten Standorten auch in der Natur bemerkbar machen.

Über den Einfluß des Fichtenstreuextraktes auf die Bodenmikroben wird in Kürze gemeinsam mit A. G. WINTER berichtet.

Die Untersuchungen wurden teilweise mit Hilfe des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Nordrhein-Westfalen durchgeführt.

Aus der Botanischen Abteilung der Firma Dr. Madaus & Co., Köln-Merheim (Leiter: Prof. Dr. A. G. WINTER).

W. BUBLITZ.

Eingegangen am 27. Februar 1953.

[1]) BODE, H. R.: Planta **30**, 566 (1939).
[2]) WINTER, A. G., u. L. WILLEKE: Naturwiss. **39**, 191 (1952).
[3]) SCHMITT, W.: Forstarch. **3**, 6 (1927).

Über die Bestimmung des Azulens im ätherischen Öl der Kamille.

Für die Bewertung von Kamillenpräparaten des neu zu bearbeitenden Arzneibuches spielt die Bestimmung der Azulene eine wesentliche Rolle. Bei der Wasserdampfdestillation bilden sich sowohl grüne als auch gelbe und blaue Farbstoffe. Da diese nicht wasserlöslich sind, war zu ihrer Trennung die übliche Papierchromatographie nicht anwendbar. Es wurde jedoch gefunden, daß eine Abtrennung des Azulens von den anderen Begleitstoffen unter Anwendung des Verfahrens von WINTERINGHAM, HARRISON und BRIDGES möglich ist. Diese Autoren machten es möglich, wasserunlösliche Stoffe papierchromatographisch dadurch zu trennen, daß sie das Papier mit in Äther gelöstem Paraffin tränkten. Über die Erfahrungen bei der Anwendung dieser Methode auf die Trennung von Azulenen wird an anderer Stelle ausführlicher berichtet.

Aus dem Pharmazeutischen Institut der Freien Universität Berlin.

G. SCHENCK und K. H. FRÖMMING.

Eingegangen am 23. April 1953.

Mißbildungen am Hühnchenkeim nach kurzfristigem Sauerstoffmangel in der Frühentwicklung.

Vor 2 Jahren haben wir an dieser Stelle über Mißbildungen berichtet, die am Hühnchenkeim durch 24stündigen Sauerstoffmangel in der Frühentwicklung erzeugt wurden[1]). Ausführlich wurden die Ergebnisse dieser Experimente in einer größeren Studie dargestellt[2]),[3]).

In einer neueren Untersuchungsreihe prüften wir die Einwirkung eines nur 3- bis 5stündigen Sauerstoffmangels auf die Frühentwicklung des Hühnchenkeimes. Die Versuche gliederten sich in drei Gruppen. In der 1. Gruppe wurden 129 befruchtete Hühnereier nur kurze Zeit, 1, 2, 3 oder 8 Std in Normalluft vorbebrütet, anschließend wurden die Embryonen 3 oder 5 Std lang einem Sauerstoffmangel von 3 bis 5% Sauerstoff ausgesetzt, danach bis zu einer Gesamtbrutdauer von 6 Tagen erneut in Normalluft bebrütet. In dieser ersten Gruppe fanden sich 14 mißbildete Embryonen, 105 normale und 10 früh abgestorbene Keime. Neben Schwanzverkrümmungen und einseitiger Augenverkleinerung fanden sich Keime mit *Anencephalie* und *Spina bifida* oder mit *totaler Herzektopie*.

In der 2. Versuchsgruppe wurde ein Sauerstoffmangel von 3 bis 5% Sauerstoff für 3 bis 5 Std nach einer Vorbrütungszeit von 13, 18, 36 oder 49 Std zur Einwirkung gebracht. Wieder wurden nach dem 6. Bruttage die Eier geöffnet. In dieser Versuchsgruppe ergaben sich 32 mißbildete Embryonen, 10 früh abgestorbene und 60 normale Keime. Eine Anencephalie wurde nicht mehr beobachtet. Neben dem Bild der Spina bifida oder der totalen Herzektopie sahen wir in dieser zweiten Gruppe *Verkrümmungen der Längsachse, verkürzte Schwänze* sowie *Augenverkleinerungen*.

Die Vorbebrütungszeit in der 3. Gruppe betrug 60, 70, 72, 84 oder 120 Std. Wiederum wurde anschließend ein Sauerstoffmangel von 3 bis 5% Sauerstoff für 3 bis 5 Std zur Wirkung gebracht und danach die Brut bis zum 6. Tag in Normalluft fortgesetzt. Nur 7 normale Keime gingen aus dieser Versuchsgruppe hervor. 28 Keime zeigten schwere Mißbildungen, und 82 waren früh abgestorben. Im Vordergrund standen *Mißbildungen an den Extremitäten, Stummelbildungen* und Spaltbildungen, weiter fanden sich bevorzugt links *verkleinerte Augen*. Auch *Blasenbildungen* unter der Haut der Flanken wurden beobachtet.

Histologisch zeigte sich an Serienschnitten der mißbildeten Keime in der 1. Gruppe das typische Bild der Anencephalie. Weiter wurden Verwerfungen im Bereich des Rückenmarks festgestellt. In der 2. Gruppe fanden sich Differenzierungsstörungen der Chorda, vereinzelt auch eine Chordentery. Wiederum wurden Verwerfungen im Rückenmark beobachtet. Die 3. Versuchsgruppe ergab Verlegungen des Zentralkanals durch Gewebswucherungen. An den makroskopisch verkleinerten Extremitäten wurde ein Fehlen der apikalen Epidermisleisten festgestellt.

Mangelhafte Ausdifferenzierung der Augen konnte in allen drei Versuchsgruppen nachgewiesen werden.

Aus diesen Versuchsergebnissen ist der Schluß zu ziehen, daß auch ein kurzfristiger Sauerstoffmangel zu Mißbildungen führen kann.

Störungen der Determination lassen sich in unseren Untersuchungen gut von einer Beeinflussung der Differenzierung abgrenzen. Ein dritter Weg der Sauerstoffmangelwirkung ist, wie unsere Ergebnisse in der 3. Versuchsgruppe zeigen, eine Schädigung bereits gebildeter Strukturen.

Aus dem Ludwig Aschoff-Haus, dem Pathologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

F. BÜCHNER, H. RÜBSAAMEN und H. NAUJOKS.

Eingegangen am 4. April 1953.

[1]) BÜCHNER, F., H. RÜBSAAMEN u. G. ROTHWEILER: Naturwiss. **38**, 142 (1951).
[2]) RÜBSAAMEN, H.: Beitr. path. Anat. **112**, 336 (1952).
[3]) BÜCHNER, F.: Med. Klin. **1952**, 605.

Verantwortlich für den Textteil: Prof. Dr. Ernst Lamla, Göttingen. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.

UNGARISCHE WISSENSCHAFTLICHE LITERATUR

Prof. P. Greguss: **Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage**

183 Seiten, 250 Tafeln mit 1000 Original-Mikrophotographien und 250 Zeichnungen. In 4°, kartoniert. **Sfrs. 81.40**

Dieses bedeutende Werk enthält die ausführliche Beschreibung der Xylotomie von 250 europäischen oder in Europa akklimatisierten Baumarten. Es zeigt vier verschiedene Mikrophotographien des Querschnittes eines jeden Baumes, ergänzt durch je eine Zeichnung über die einzelnen Elemente desselben. Nebst Besprechung der Grundbegriffe ist ein vollständiger Bestimmungsschlüssel *in deutscher und englischer Sprache* beigefügt. Das Buch stellt das bisher umfassendste Standardwerk der europäischen Holzanatomie dar.

Als Fortsetzung zur „Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage":

Prof. P. Greguss I. Varga: **Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Pinus-Arten**

138 Seiten, 68 Tafeln mit Zeichnungen, 95 Mikrophotographien, eine Tabelle, in 8°, kartoniert, in deutscher Sprache **Sfrs. 14.85**

Die Verfasser haben in diesem Werk 68 der heute lebenden (90—95) Pinus-Arten bearbeitet, um die leichte und zuverlässige Bestimmung der einzelnen Pinus-Arten auf holzanatomischer Grundlage zu ermöglichen.
Auf Grund eines leicht übersichtlichen Bestimmungsschlüssels werden die verschiedenen Pinus-Arten ausführlich beschrieben und jede einzelne Art durch je eine Zeichnungstafel bzw. 1—4 Mikrophotographien illustriert. Die xylotomischen Daten sind in einer Tabelle zusammengefaßt.

Prof. P. Greguss: **Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der heute lebenden Koniferengattungen**

144 Seiten, 53 Tafeln mit Originalzeichnungen, 53 Tafeln mit 212 Original-Mikrophotographien und eine Tabelle, 17×24 cm, kartoniert, in deutscher Sprache **Sfrs. 12.90**

Das Werk ermöglicht, die heute lebenden 53 Koniferengattungen holzanatomisch leicht und zuverlässig zu bestimmen.

Prof. P. Greguss: **Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Gattungen und Arten der Podocarpaceae**

97 Seiten, 39 Tafeln mit Mikrophotographien und Zeichnungen, 1 Tabelle, 8°, kartoniert, in deutscher Sprache **Sfrs. 12.90**

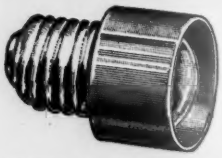
Zu beziehen durch: **KULTURA**

Ungarisches Außenhandelsunternehmen für Bücher und Zeitungen

Budapest, 62 Postschließfach 149

VERLANGEN SIE UNSERE KATALOGE!

CdS-Kristallzellen



Die neue hochempfindliche Widerstandszelle für Strahlungsmessungen im sichtbaren, UV- u. Röntgengebiet für α-, β- u. γ-Strahlen

Verlangen Sie unsere Liste 1/K

DR. B. LANGE

Berlin-Zehlendorf · Hermannstraße 14—18
Telefon Nr. 84 81 22 · Telegr.-Adr.: Photozelle

DR. B. LANGE BERLIN

Zu kaufen gesucht:

HANDBUCH DER PHYSIK

möglichst komplett

Zahle guten Preis

Angebote unter NW 157 an den Springer-Verlag, Berlin W 35, Reichpietschufer 20

The

Valley Forge Heart Institute & Hospital USA.

sucht für sofort erfahrenen

Laboratoriumsassistenten(in)

für histologische und tierexperimentelle Forschungsarbeit. Kenntnis der wissenschaftlichen Photographie erwünscht. Dauerstellung. Kenntnis der englischen Sprache im Anfang nicht Bedingung. Bewerbungsschreiben mit kurzem Lebenslauf, eingehender Darstellung der methodischen Kenntnisse, Zeugnissen, Angabe der gegenwärtigen Gehaltsklasse und Bild per Flugpost an

The Director of Research
The Valley Forge Heart Institute & Hospital
Fairview Village, Penna. USA.

Theorie der Supraleitung

Von

Max von Laue
Göttingen

Zweite Auflage

Mit 37 Textabbildungen. III, 115 Seiten. 1949

DM 16.40

Springer-Verlag, Berlin·Göttingen·Heidelberg

Herausgeber und verantwortlicher Redakteur: Professor Dr. Ernst Lamla, Göttingen. — Verantwortlich für den Anzeigenteil: Günter Holtz, Berlin W 35, Reichpietschufer 20. — Springer-Verlag, Berlin - Göttingen - Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Printed in Germany.